DIE MUSKULATUR VON HELIX POMATIA L.

ZUGLEICH EIN BEITRAG ZUR KENNTNIS DER LOCOMOTION UNSERER EINHEIMISCHEN PULMONATEN.

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT MARBURG

VORGELEGT

VON

WALTHER TRAPPMANN
AUS ANNEN i. W.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

MARBURG
1915

Von der Philosophischen Fakultät als Dissertation angenommen
am 19. Februar 1915.

Berichterstatter: Geh. Regierungsrat Professor Dr. KORSCHELT.

Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie«. Band CXV, 4. Heft

MEINEN LIEBEN ELTERN!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41556035_0088

Inhalt.

Seite

Einleitung 490
Material und Methoden 490
Muskulatur von *Helix pomatia* 492
A. Pharynx 492
1. Makroskopische Untersuchungen 492
a. Mundöffnung 492
b. Äußere Gestalt des Pharynx 493
c. Pharynxwände 494
d. Äußere Pharynxmuskeln 500
e. Innere Pharynxmuskeln 503
2. Mikroskopische Untersuchungen 509
3. Physiologische Betrachtungen 513
4. Zusammenfassung der Pharynxmuskulatur 516
5. Literatur über den Pharynx 517
B. Columellarmuskel 522
C. Körperwand 525
D. Fuß 530
1. Fußmuskulatur gezeigt an Schemata 531
2. Fußmuskulatur gezeigt an Schnitten 539
3. Betrachtung der Muskulatur als System 543
4. Zusammenfassung der Muskulatur 545
5. Vergleich mit *Arion empiricorum* 547
E. Mantel und Eingeweidesack 549
F. Literatur über die Muskulatur der Körperwand und des Fußes . . 554
Locomotion bei *Helix pomatia* mit Berücksichtigung anderer einheimischer Pulmonaten 559
1. Einziehen der Schnecke in die Schale 559

Seite
2. Austreten der Schnecke aus der Schale 561
3. Anheftung der Sohle auf einer Unterlage 562
4. Locomotion der Schnecke 563
5. Literatur über Locomotion der Gastropoden 572
Literaturverzeichnis 581
Erklärung der Abkürzungen 584

Einleitung.

Vorliegende Bearbeitung der Muskulatur von *Helix pomatia* L. in morphologischer Hinsicht schließt sich den im Marburger Zoologischen Institut entstandenen und teilweise schon erschienenen Arbeiten über die Weinbergschnecke an. Es wird die gesamte Körpermuskulatur mit Ausnahme der Muskulatur der Eingeweideorgane berücksichtigt; somit zerfällt die Arbeit in einzelne Abschnitte, die den Columellarmuskel, die Körperwände, den Fuß und den Mantel mit der Haut des Eingeweidesacks behandeln. Da der Pharynx einen stark muskulösen Aufbau hat und eng mit dem Fuße und den vorderen Körperwänden in Verbindung steht, wurde er ebenfalls in Betracht gezogen und der übrigen behandelten Muskulatur vorweg genommen. Jedem morphologischen Abschnitt wurde ein physiologischer angeschlossen; nach der Besprechung des Fußes folgt demnach ein physiologischer Abschnitt über die Locomotion bei unsern einheimischen Landschnecken.

Im Texte sind die Nummern der betreffenden Figuren mit den Buchstabenbezeichnungen der Muskeln in Klammern eingefügt. Die Literatur ist bei den einzelnen Abschnitten nach den eigenen Befunden angeführt und besprochen, hier finden sich auch diejenigen Muskelbezeichnungen aus früheren Arbeiten, die mit meinen Namen und Bezeichnungen nicht übereinstimmen.

Ein Literaturverzeichnis und die Erklärung der Abkürzungen sind der ganzen Arbeit angeschlossen.

Material und Methoden.

Zur Bearbeitung gelangten im Anfang ausschließlich Schnecken aus der Umgebung von Marburg, später ließ ich mir solche von einer Schneckenzuchtanstalt in Baden kommen; prinzipielle Unterschiede hinsichtlich der Morphologie der Muskeln waren bei diesen Tieren nicht festzustellen.

Da die Orientierung nach Mikrotomschnitten meist recht schwierig ist,

benutzte ich Schnittpräparate nur zur Nachprüfung des auf makroskopischem Wege oder mit Hilfe von Binocular und Rasiermesserschnitten Gefundenen. Zu den makroskopischen Untersuchungen dienten in erster Linie nur erwachsene Schnecken, da bei den aufpräparierten jungen Schnecken keine Abweichungen in den in Betracht kommenden Körperteilen von den älteren Tieren gefunden wurden. Gewöhnlich wurden die im abgekochten Wasser erstickten Tiere aufgeschnitten, in Präparierschalen festgesteckt und 1—2 Tage lang zur Maceration des zarten Bindegewebes mit Wasser bedeckt. Sodann wurde eine 4—5% Lösung von Formaldehyd aufgefüllt, in der die Tiere bis zum Ende der Untersuchungen blieben; aus gesundheitlichen Gründen wurde nur beim Arbeiten das Formol durch Wasser wieder ersetzt. Je länger das Formol einwirkte, um so fester und geschlossener traten die einzelnen Muskellagen, ohne zu schrumpfen, zutage; die größeren Muskelbündel traten scharf hervor, da die einzelnen Fasern ein helles, oft silbern blinkendes Aussehen bekommen hatten. So war ein leichtes Anfärben mit Boraxkarmin, wie es Beck (1912) zum Studium des Pharynx empfiehlt, unnötig.

Große Schwierigkeiten bereitete der Fuß; sowohl das Arbeiten am Totalpräparat als auch Mikrotomschnitte durch ihn führten infolge seines fast unentwirrbaren Muskelgeflechtes nicht zum Ziel. Ich zerlegte daher die in Formol gehärteten Tiere mit Hilfe des Rasiermessers in Serienschnitte; ein Bestreichen der Schnittfläche mit heiß eingedickter Gelatinelösung, die bald erkaltete und hart wurde, ließ auch dünnere Schnitte zu. Um ein Einfallen der Körperhöhle und ein Auseinanderfallen von Mantel und Fuß zu verhüten, wurden die Körperhöhle und die Fugen zwischen Mantelrand und Fuß ebenfalls mit stark eingekochter Gelatine ausgegossen. Klemmleber eignete sich nicht so gut zum Schneiden, weil der Druck der Leber die Form des Fußes zu sehr veränderte, bei geringem Druck aber der Fuß keinen Halt in der Leber fand. — So konnte ich mit Hilfe der Gelatinemethode schnell und leicht Serienschnitte durch alle Ebenen des Fußes erlangen, die trockenen Schnitte wurden zur leichteren Aufbewahrung mit Gelatine auf Glasplatten aufgeklebt, 1—2 Tage in 10—15% Formollösung gehärtet, so dann in einer 4—5% Formollösung aufgehoben. Ich benutzte zum Aufkleben der Schnitte alte photographische Platten (9 : 12), die sowohl sehr bequem in größeren Glasgefäßen zusammen aufgehoben als auch einzeln in kleinen Präparierschalen zur Durchsicht der Schnitte verwandt werden konnten. Schwarz ausgegossene Präparierschalen eigneten sich sehr gut zur Durchsicht, da die durch die Formolbehandlung weißlich schimmernden zarten Muskelfasern sich dann gut vom schwarzen Untergrund abhoben. Eine Injection der Blutgefäße, der Blutlacunen und des Fußes mit Karmin konnte noch zum Hervorheben der glänzenden feinen Muskelfasern des Fußes dienen. Gearbeitet wurde mit dem Binocular von Zeiss-Jena: Ocular 1 und 2, Objektiv a_0 und a_2.

Zu den mikroskopischen Untersuchungen wurden sowohl eben ausgeschlüpfte und einjährige Tiere ganz in Paraffin eingebettet und geschnitten, als auch einzelne Teile, wie Pharynx, Fuß, Mantelrand und Tentakeln, von erwachsenen Schnecken zu Schnitten verarbeitet. Da die Schnitte ausschließlich morphologischen Zwecken dienen sollten, wurden sie in Dicke von 10—25 μ angefertigt. Die zu schneidenden Tiere wurden durch Injection mit 10% Cocainlösung getötet, mit Zenker konserviert und mit Delafields oder Heidenhains Haematoxylin, Eosin oder van Gieson gefärbt.

Muskulatur von Helix pomatia.

A. Pharynx.

1. Makroskopische Untersuchungen.

a. Mundöffnung.

Der beweglichste Teil einer Weinbergschnecke ist der der vorderen, aus der Schale hervorstreckbaren Körperhälfte zugehörige Kopf (Fig. 1 u. 2). Er trägt die zwei mit Augen versehenen großen Tentakeln, die beiden kleinen Tentakeln und die Mundöffnung (*m.ö.*), die im Innern

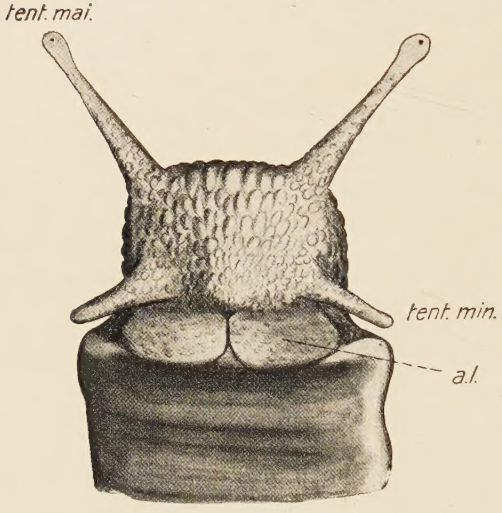

Fig. 1.
Kopf von *Helix pomatia* von der ventralen Seite gesehen; normale Stellung der Lippen.

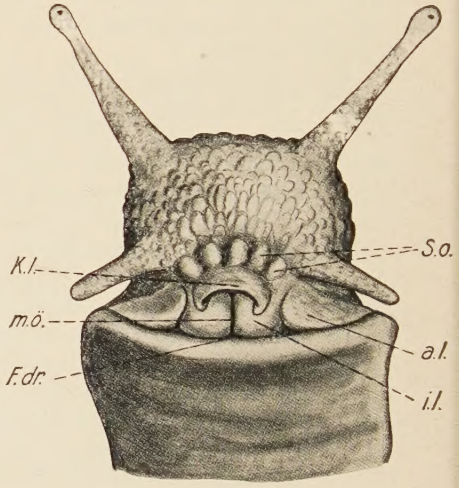

Fig. 2.
Kopf von *Helix pomatia* von der ventralen Seite gesehen; Lippen in Freßstellung.

des Kopfes direkt in einen wohlausgebildeten und stark muskulösen Pharynx führt. Caudalwärts von der Mundöffnung befindet sich die breite, spaltförmige Öffnung der Fußdrüse (*F.dr.*). Unterhalb der kleinen Tentakeln ist die Mundöffnung, die Fußdrüsenöffnung und zum Teil auch die vordere Kante der Fußsohle von den mächtigen, lappenförmigen »äußeren Lippen« bedeckt (Fig. 1 u. 2, *a.l.*). Ihre Bezeichnung schwankte bei den einzelnen Autoren: Plate (1894) nannte sie »Mundsegel«, Babor (1895) »Mundlappen«, Meisenheimer (1912) »drittes Fühlerpaar« und Beck (1912) »äußere Lippen«.

Beim Fressen und häufig auch im Tode treten diese beiden äußeren Lippen zur Seite, durch Vorstoßen des Pharynx wird die von den

»inneren Lippen« (Beck, 1912) (Fig. 2, *i.l.*) seitlich und von einer den chitinigen Kiefer tragenden Leiste oben begrenzte T-förmige Spaltöffnung des Mundes sichtbar (Fig. 2, *K.l.* und *m ö.*).

Über dieser »Kieferleiste«, auch »Oberlippe« genannt (Loisel, 1893), liegen fünf warzenartige Gebilde, die Sinnesorgane haben und »Mundpapillen« oder »Sempersche Organe« (Fig. 2, *S.o.*) genannt werden (Babor, 1895: »Tastpapillen«; Meisenheimer, 1912: »Mundpapillen«). Fig. 2 wurde nach einer im Wasser erstickten Schnecke, die diese Verhältnisse in auffallender Weise schön zeigte, hergestellt. Der Kiefer wurde, um die T-förmige Mundöffnung ganz frei zu legen, entfernt.

b. Äußere Gestalt des Pharynx.

Nach dem Aufpräparieren des Tieres findet man den Pharynx als eine blasige Auftreibung des vorderen Verdauungstractus (Fig. 19). Besonders die hintere Pharynxhälfte ist durch Auftreten und Ausbildung eines im Bulbusinnern liegenden, beweglichen Zungenapparates sehr in die Höhe und Breite getrieben, so daß an beiden Seiten zwei förmliche »Backen« (Plate, 1891, 1894; Beutler, 1901) entstanden (Fig. 3 u. 4). Ein ausgewachsener Pharynx ist ungefähr 8 mm hoch und 11 mm lang. Über den Pharynxrücken läuft ein breiter Wulst, die zur Stütze des Kiefers dienende »Kieferplatte« (Fig. 3 u. 4, *K.pl.*). Nach hinten setzt sich die Rückendecke im Oesophagus (*oe.*) fort, auf dessen beiden Seiten die beiden Ausführungsgänge der Speicheldrüsen (*sp.*) münden, die von den dem Magen aufliegenden Speicheldrüsen herkommend den Oesophagus bis zum Pharynx begleitet haben. Unter dem Oesophagus liegen die Buccalganglien (*g.b.*), die, durch eine starke Commissur verbunden, den Pharynx mit ihren Nerven versorgen.

An den hinteren Seitenwänden des Pharynx, den beiden »Backen«, sieht man je eine Linie (*K.n.*), die von der Unterseite herkommt und etwa in $^1/_2$—$^1/_3$ Höhe des Pharynx endet. Sie rührt von den im Innern des Schlundkopfes liegenden sog. Zungenknorpeln her, die den meisten Muskeln des Pharynx als Ansatzstellen dienen; ich will sie als »Knorpelnaht« bezeichnen (Amaudrut, 1898, »ligne«). An diesen Knorpeln setzt auch der größte Pharynxmuskel, der Pharynxretractor (*retr.phar.*) an; in zwei breiten Bändern umschließt er die hintere, untere Bulbusseite, verschmilzt bald zu einem breiten Bande, geht mit dem Oesophagus durch den Schlundring und setzt sich, mit einigen Fuß- und den Tentakelretractoren vereinigt, an der Columella der Schale an (Fig. 19).

Unter dem Oesophagus und von den beiden Retractorarmen eingeschlossen befindet sich als kleine blasige Austreibung des Pharynx die Radulapapille oder -scheide, die den Bildungsherd der chitinigen Zunge oder Radula in sich schließt (*pa.*). Der gesamte Pharynx ist von einer dünnen, bindegewebigen Hülle umschlossen, die besonders zum Schutze der Papille starke Bindegewebsfasern aufweist (Fig. 4, *bi.*).

Zuerst betrachten wir nun die Bulbuswände, versuchen dann diejenigen Muskelbündel und -bänder zu deuten, die den Pharynx in der

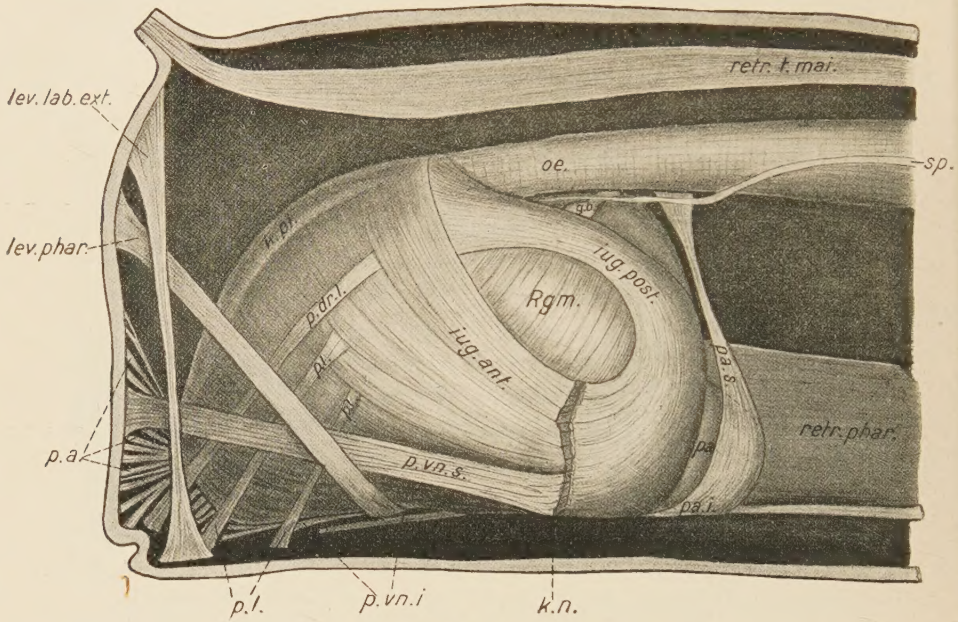

Fig. 3.

Pharynx von *Helix pomatia* in der Körperhöhle liegend; Seitenansicht.

Leibeshöhle verankern, und sehen uns zuletzt die Muskeln an, die im Innern liegen und ausschließlich den Zungenapparat bedienen und so Hauptfaktoren der Nahrungsaufnahme sind. Es sei hier schon erwähnt, daß die gesamte Muskulatur des Pharynx zur Mittellinie symmetrisch angeordnet ist.

c. Pharynxwände.

Bei Betrachtung der Pharynxwände geht man am besten von der Seitenansicht aus, wie sie Fig. 3 darstellt. Die Knorpelnaht (*K.n.*) bildet für die meisten umhüllenden Muskeln den Ausgangspunkt.

a) Vorderer Gurt. Als äußerste Muskellage läuft eine breite Schicht von feinen, eng aneinander gelagerten Muskelfasern von der Naht aus schräg nach vorne und oben, um auf dem Pharynxrücken an der Bildung der massiven Kieferplatte beizutragen. Auf der rechten Seite des Bulbus läuft diese oberste Schicht, den Pharynxrücken wie ein Gurt umspannend, wieder nach hinten herab und setzt an der dort befindlichen rechtsseitigen, der linksseitigen entsprechenden Knorpelnaht an. Auf Fig. 4, die die Aufsicht auf den Schlundkopf zeigt, sind

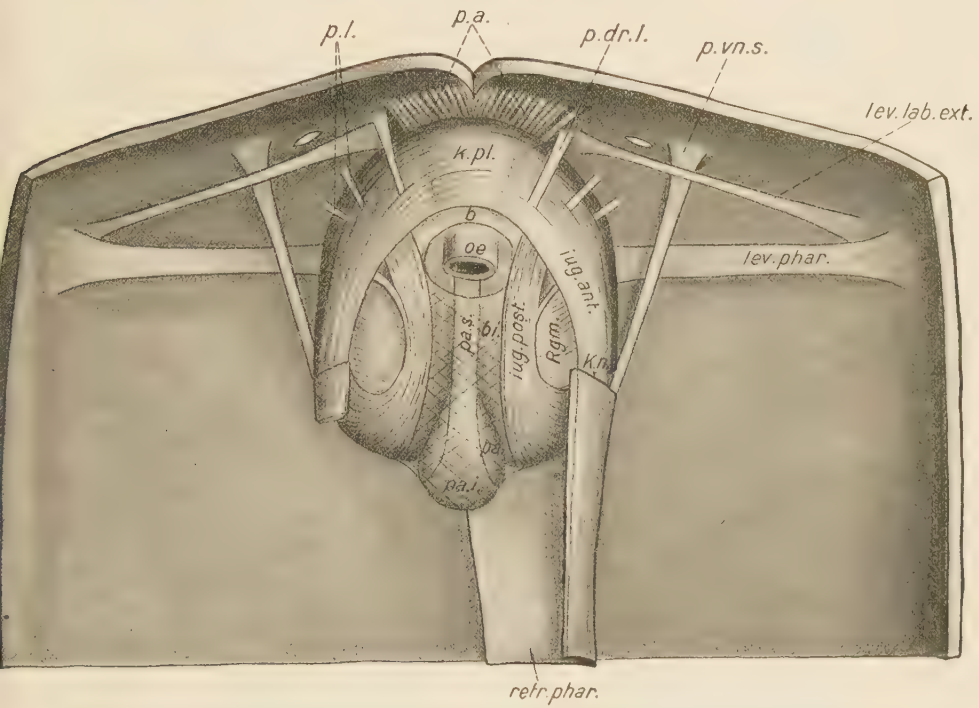

Fig. 4.

Pharynx von *Helix pomatia*, Aufsicht; die Wände der Körperhöhle zur Seite geschlagen.

die beiden Nähte mit dem breiten Gurt zu sehen. Trotz des festen, dichten Gewebes der Kieferplatte ist ein Abpräparieren dieser Schicht möglich. Die Präparation zeigt, daß es eine dichte, mächtige Muskellage ist, die den vorderen Teil des Pharynx gegen die Körperhöhle abzuschließen und die Kieferplatte mit zu bilden hat. Je tiefer die Muskelbündel der Knorpelnaht entspringen, um so mehr nähern sie sich in ihrem Verlaufe der Mundöffnung; den in der Mitte der Pharynxunterseite entspringenden Bündeln gelingt es schließlich nicht mehr, den

Pharynxrücken zu überspannen, sie laufen parallel zur Medianebene von jeder Naht zum unteren Rande der Mundöffnung. Ich bezeichne diese Schicht als »vorderen Gurt« (M. iugalis anterior = *iug. ant.* in Fig. 3 u. 4).

β) Hinterer Gurt. In der nächstfolgenden Schicht finden wir ebenfalls einen Gurt, den ich nach seiner Lage als »hinteren Gurt« (M. iugalis posterior = *iug. post.* in Fig. 3 u. 4) bezeichnen will. Seine Bündel entspringen wieder den auf beiden Seiten liegenden Knorpelnähten (*K.n.*), sie steigen bald zu zwei breiten, symmetrisch zur Medianlinie angelegten Bändern zusammengeschlossen nach oben, umfassen gurtartig die beiden Pharynxbacken und wenden sich, nachdem sie die Höhe des Schlundkopfes zu beiden Seiten des Oesophagus (*oe*) erreicht haben, nach vorne und nach unten. Vor der Einmündung des Oesophagus in den Pharynx, also auf der dorsalen Seite des Schlundkopfes, treten diese beiden Muskelbänder durch abgezweigte kleinere Bündel miteinander in Verbindung (Fig. 4, *b*), die Bänder selbst aber laufen unter dem »vorderen Gurt« in zarte Muskelbündel zerfasert über den Rücken und die Seiten des Pharynx zur Mundöffnung. Einige Fasern durchbrechen den »vorderen Gurt«, treten aus den Bulbuswänden heraus und sind somit zu den später noch zu besprechenden »äußeren Muskeln« zu rechnen.

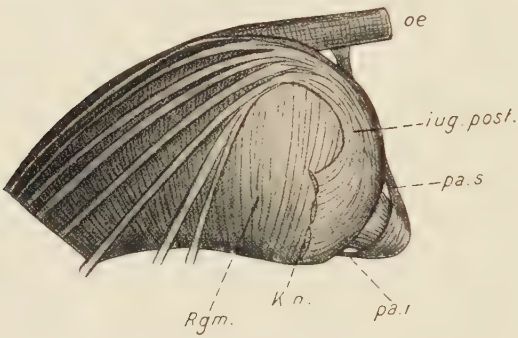

Fig. 5.
Pharynx in Seitenansicht, der M. iugalis anterior ist entfernt.

Bei Fig. 5 ist der »vordere Gurt« abgehoben, und der M. iugalis posterior ist in seinem ganzen Verlaufe sichtbar. Auf der Hinterseite der Bulbusbacken sind die aufwärts steigenden Muskelbündel durchsetzt und überzogen von einer feinen, durchscheinenden Schicht von diagonal sich kreuzenden Bindegewebsfasern (Fig. 4, *bi.*). Diese laufen von Knorpelnaht zu Knorpelnaht und hüllen die Radulapapille mit ihren Muskeln und die Buccalganglien ein; sie dienen ebenso wie die verbindenden Muskelfasern der »hinteren Gurtbänder« auf dem Pharynxrücken augenscheinlich dazu, den beiden Gurtbändern eine feste Lage zu geben und sie vor einem Abgleiten von den Pharynxbacken und vom Pharynxrücken zu bewahren.

γ) Ringmuskelschicht. Die innerste und letzte Schicht der Bulbuswände, die wir wegen ihrer ringförmigen Anlage auch als »Ringmuskelschicht« benennen wollen, sieht man schon beim unversehrten Pharynx über den Knorpelnähten von dem »vorderen« und »hinteren« Gurt umschlossen als tiefer liegende Schicht der Pharynxbacken in den Fig. 3 u. 4 (*Rgm.*). Wegen der gemeinsamen Insertion am Knorpel und wegen der gleichen Richtung nach oben des »hinteren Gurtes« und dieser Ringmuskelschicht (Fig. 5) ist ein Abpräparieren des oben befindlichen M. iugalis posterior ohne Verletzung der tiefer liegenden Ringmuskelschicht nicht möglich, man muß, um sie ganz zu sehen, schon von innen betrachten. Fig. 5 läßt den größten Teil der Ringmuskelschicht von außen erkennen, Fig. 6 zeigt sie ganz von der Innenseite, nachdem der Zungenknorpel fast bis zum Grunde fortgeschnitten und die Radula mit den ansitzenden Membranen und Muskeln entfernt ist. Die Zeichnungen zeigen, daß die Ringmuskelschicht als letzte Muskelschicht das Pharynxinnere umschließt, natürlich noch überzogen von einer zarten Bindegewebslage und dem Schlundkopfepithel, die bei mikroskopischen Bildern erst zutage treten.

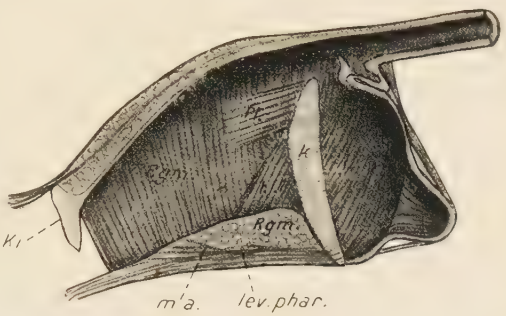

Fig. 6.
Pharynx durch einen Medianschnitt geöffnet, Innenansicht; der Radulaapparat ist entfernt.

Die Ringmuskelschicht wird von vielen, eng aneinander gelagerten Muskelbündeln gebildet, die an der Mundöffnung einen kräftigen Sphincter bilden, immer in fast der gleichen Richtung streichen und so die Pharynxhöhle ringförmig umschließen. Fig. 6 zeigt, wie durch blasige Auftreibung der Pharynxbacken die Ringmuskelschicht ihre Richtung ändert, an einer Falte unter dem Oesophagus ansetzt und auch in die Papille eindringt, hier aber zur Längsrichtung übergeht.

δ) Deutung der Schichten. Wie können wir nun diese Muskellagen deuten? Die Entwicklungsgeschichte (v. Jhering, 1875; H. Fol, 1879—80) zeigt, daß der Schlundkopf als eine blindsackförmige Einstülpung des Ectoderms gebildet wird. Wenn nun auch diese Einstülpung sehr früh vor sich ging, wahrscheinlich schon in einem Stadium, in dem Muskel- und Bindegewebe sich noch in keiner Weise gebildet

und aus Mesenchymelementen heraus differenziert haben, so überrascht doch die Tatsache, daß die Muskelsysteme der Körperwand in umgekehrter Reihenfolge sich im Pharynx vorfinden, als ob jene Systeme selbst, sei es noch als Anlagen, sei es als schon weiter entwickeltere Muskellagen, die Einstülpung mitgemacht hätten. In den Körperwandungen werden wir in einem späteren Kapitel einen Hautmuskelschlauch von Ringmuskulatur außen und Längsmuskulatur innen vorfinden, es muß sich nach dem oben Gesagten also die Ringmuskulatur im Pharynx als innere, die Längsmuskulatur als äußere Schicht zeigen. Unsere letzte Schicht, die wir nach ihrer Anlage schon als »Ringmuskelschicht« bezeichneten, stellt nun, wie die Fig. 5 und 6 zeigen, die innen gelegene Ringmuskulatur dar. Sie ist durch Auftreten des Kiefers (Fig. 6, *Ki.*) im Pharynxrücken aus ihrer ursprünglichen Lage zurückgedrängt und steht daher nicht mehr senkrecht zur Pharynxachse. Ebenfalls mußten Muskelbündel hinter dem Knorpel durch Aufbauschung der beiden Pharynxbacken und durch die Papillenbildung ihre zur Längsachse des Vorderdarmes senkrecht stehende Richtung aufgeben. Daß auch das Auftreten der Zungenknorpel einige Unordnung in das einst regelmäßige System hereinbrachte, zeigen ebenfalls die Außen- und Innenansichten in den Fig. 5 und 6.

Über der Ringmuskelschicht muß die Längsmuskelschicht liegen; wir finden sie in unseren beiden Gurten. Sie hat noch viel mehr ihre ursprüngliche Lage ändern müssen. Außer den beiden Backen trat infolge der Knorpelbildung auch eine recht starke Dehnung des Pharynx in vertikaler Richtung ein (Fig. 3, 5 u. 6), so daß die Höhe der hinteren Bulbushälfte zuweilen zwei Drittel der ganzen Länge ausmacht.

Fig. 7, die an eine Zeichnung von Amaudrut (1898) sich anlehnt, zeigt schematisch, wie die der Ringmuskelschicht aufsitzende Längsmuskulatur, die noch die Mundregion (*M.*) völlig umgeben konnte, über dem aufgetriebenen Bulbushinterende auseinanderweichen und die tiefer liegende Ringmuskelschicht (*Rgm.*) durchblicken lassen mußte (Fig. 3, 4 und 7).

Eine zweite Änderung wurde durch die Bildung der Knorpelnähte gebracht: auch die Längsmuskulatur mußte neben der Ringmuskulatur als Stützpunkt des Zungenapparates dienen; sie nahm Anteil an der Bildung der Knorpelnaht (Fig. 3, 4, 5 u. 7: *K.n.*), wurde durch diese in ihrem Verlaufe unterbrochen und in zwei getrennte Muskelbündel geteilt. Das hintere Bündel bildet der die Pharynxbacken umspannende M. iugalis posterior (Fig. 3, 4 u. 7), das vordere zieht zum Munde, um später den M. iugalis anterior zu bilden. Die größte Verschiebung erlitt

jedoch die Längsmuskulatur durch das Auftreten des kräftigen Kiefers. Um letzterem durch feste Stützpunkte eine wirksame Arbeit zu ermöglichen, kam es zur Bildung einer Kieferplatte. Außer blasigen Bindegewebszellen stützte zuerst die nach rückwärts verschobene Ringmuskelschicht (Fig. 5 und 6) gegen den Druck nach oben, bald aber wird, um den Druck nach vorne aufzuhalten, auch die Längsmuskulatur zu Hilfe gezogen, die als »vorderer Gurt« die Insertionsstelle am Munde zum größten Teil aufgibt, um sich gurtartig über den Pharynxrücken zu spannen und an der auf der anderen Pharynxseite gelegenen Naht neue Insertionspunkte zu finden (Fig. 7, punktierte Linie *a*; Fig. 3 u. 4). Da das gleiche Überspannen des Rückens von den Muskelbündeln der zweiten Naht zur ersten ebenfalls stattfindet, die von den beiden Nähten oralwärts ziehenden zwei Muskellagen sich also zu einer Muskelschicht zusammenlegen, ist die außerordentliche Stärke des M. iugalis anterior wohl zu erklären.

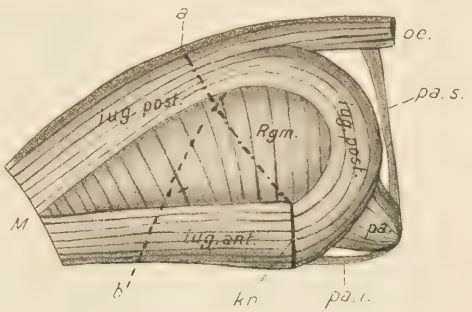

Fig. 7.

Schema der Muskelschichten der Pharynxwände, Seitenansicht. Die punktierten Linien *a* und *b* geben die Lageveränderungen der beiden Gurte an.

Eine zweite Verschiebung aus der ursprünglichen Lage erfährt die Längsmuskulatur noch im »hinteren Gurt«, indem eine Zerfaserung der zum Munde führenden beiden Bündel eintritt. Die Insertionspunkte am Munde sind auseinander gerückt, so daß die einzelnen Fasern bis zum unteren Rande der Mundöffnung heruntersteigen (Fig. 5), sogar in 2—3 Bündeln den »vorderen Gurt« durchbrechen und als »äußere Muskeln« zur Verankerung des Pharynx beitragen (Fig. 3, 4 und 5, in Fig. 7 punktierte Linie *b*).

Die Ringmuskelschicht wechselt also ihre Lage nicht, ihre Richtung ändert sie durch Kiefer-, Knorpel- und Backenbildung nur etwas. Die Längsmuskulatur jedoch erleidet große Veränderungen: durch Dehnung des Pharynx findet ein Auseinanderweichen, durch die Knorpelnähte eine Teilung in zwei Systeme statt. Das vordere System bildet durch Überspannen des Pharynxrückens den »vorderen Gurt« und beteiligt sich an der Bildung der Kieferplatte; das zweite System bildet den »hinteren Gurt«, zerfasert sich und läuft infolge Durchbruchs einiger Fasern durch den vorderen »Gurt« teils außerhalb, teils innerhalb der

Bulbuswände. Eine große Lageveränderung findet also statt, indem ein Teil der Längsmuskelschicht sich über einen anderen Teil derselben Schicht legt. Ihre ursprüngliche Richtung hat die Längsmuskulatur nur in den auf der Pharynxunterseite direkt zum Munde führenden Bündeln des »vorderen Gurtes« und in den obersten Fasern des über den Pharynxrücken ebenfalls zum Munde verlaufenden »hinteren Gurtes«.

Die zapfenförmige Aussackung der Pharynxwand, die Radulascheide, wird ebenfalls von Ring- und Längsmuskulatur gebildet; da beide Systeme aber auf den Pharynxbacken gleichen Verlauf haben und nicht mehr zu erkennen und zu trennen sind, so finden wir in der festgebauten Zungenscheide auch nur die in der Längsrichtung angelegte Muskulatur vor (Fig. 6).

d. Äußere Pharynxmuskeln.

Mit den Bulbuswänden eng verknüpft sind die Muskelbündel, die von den Muskelschichten der Bulbuswände ausgehen und die Verankerung und Bewegung des Pharynx in der Körperhöhle zur Aufgabe haben. Ich möchte sie als »äußere Muskeln« im Gegensatz zu den »inneren Muskeln« bezeichnen, die innerhalb des Pharynx von den muskulösen Wänden ausgehen und dort den Zungenapparat bedienen. In Fig. 8 ist die dorsale Körperwand einer Weinbergschnecke in der Medianebene aufgeschnitten, auseinandergelegt, und der Pharynx ist nach Durchschneiden des Oesophagus nach vorne herausgeklappt, so daß man seine Unterseite mit allen ihn verankernden Muskeln sieht.

Um eine bessere Übersicht zu geben, wollen wir die »äußeren Muskeln« in Gruppen behandeln, wie sie sich vom »vorderen Gurt«, vom »hinteren Gurt« und von der »Ringmuskelschicht« ableiten lassen.

Die zum »vorderen Gurt«, also zu einem Teile der Längsmuskulatur gehörigen Muskeln entspringen alle den beiden Knorpelnähten, sie sind also paarig zur Medianebene angelegt; hierher gehören der M. protractor ventralis superior (Fig. 3, 4 u. 8, *p.vn.s.*) und die M. protractores ventrales inferiores (*p.vn.i.*).

Der Protractor ventralis superior zieht paarig an beiden Seiten des Pharynx von jeder Knorpelnaht nach vorne und inseriert seitlich von der Mundöffnung an der Kopfwand; er ist ein breites, zartes und durchscheinendes, leicht in 3 Bündel sich spaltendes Band (Fig. 3, 4 u. 8). Viel zarter und durchscheinender sind aber noch die Protractores ventrales inferiores (Fig. 3 u. 8: *p.vn.i.*), die am Treffpunkt der beiden Knorpelnähte entspringen, nach vorne ziehen und hinter der Mund-

öffnung in die Fußsohle eindringen. Es sind auf jeder Seite drei bis vier zarte, dünne Bündel, die sich gewöhnlich ein oder mehrere Male spalten und so verästelt sich im Fuße verankern. Sie zerfasern sich noch leichter als der Protractor ventralis superior, besonders im oberen Teil aber legen sie sich häufig zu einem stärkeren Bündel aneinander.

Vom »hinteren Gurt« läßt sich der größte »äußere Muskel«, der Pharynxretractor (Fig. 3, 4 und 8: *retr.phar.*) durch seine Insertion am Pharynx und durch seine gleiche Richtung mit der übrigen, hinter den Nähten liegenden Längsmuskulatur ableiten. Er entspringt, wie schon oben erwähnt, in zwei breiten, durch die Formaldehydbehandlung

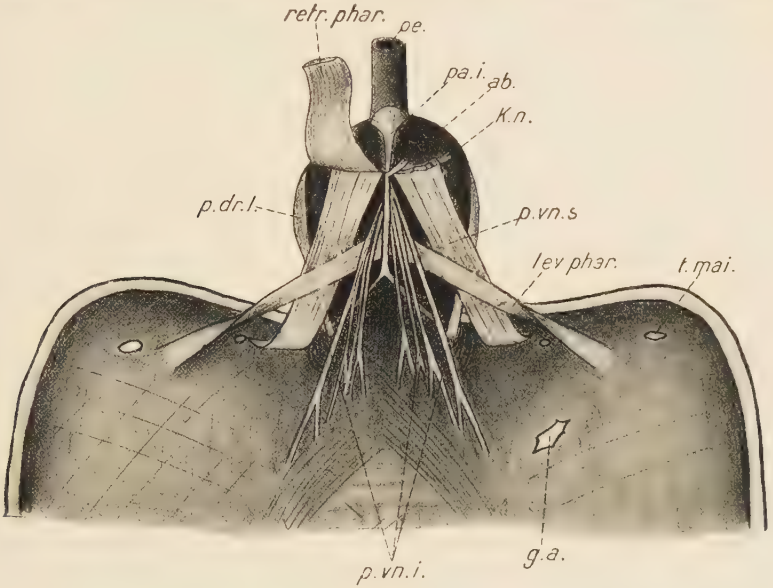

Fig. 8.

Pharynx aus der Körperhöhle oralwärts herausgeklappt, Ansicht von der ventralen Seite.

glänzend gewordenen Bändern den beiden Knorpelnähten, umhüllt, da er die ganze Länge der Knorpelnähte als Insertionspunkt hat, den hinteren, unteren Teil des Bulbus und bildet mit anderen Retractormuskeln einen Teil des Collumelarmuskels (Fig. 19). In den Fig. 3, 4 und 8 ist das eine der beiden Ansatzbänder entfernt, um andere Teile des Bulbus nicht zu verdecken.

Bei der Zerfaserung des »hinteren Gurtes« auf der Höhe des Bulbusrückens ziehen, wie wir oben schon sahen, zwei oder drei Längsmuskelfasern nicht mit den übrigen Fasern des M. iugalis posterior unter dem »vorderen Gurt« zum Munde, sondern durchbrechen den »vorderen

Gurt« und inserieren außerhalb des Schlundkopfes an der Körperwand und im Fuß. Als stärkster und höchstgelegener kommt der M. protractor dorsalis lateralis (Fig. 3, 4 und 8: *p.dr.l.*) in Betracht, der als ein paariges dünnes Bändchen schon recht früh aus den Bulbuswänden austritt und rechts und links vom Munde an der Körperwand sich anheftet. Noch viel dünner und zarter sind die später den »vorderen Gurt« durchbrechenden M. protractores laterales (Fig. 3 und 4: *p.l.*), meist zwei auf jeder Seite, die in der Fußkante und im Fuße enden. Sie sind oft so zart und durchsichtig, daß man sie auch mit Hilfe des Binoculares kaum erkennt.

Sowohl dem »vorderen« als auch dem »hinteren Gurt« gehören die M. protractores anteriores (Fig. 3 und 4: *p.a.*) an, feine, dünne Muskelbündel, die den Mund sternförmig umgeben, in die umliegende Kopfwand führen und dem Munde nach allen Richtungen genügende Bewegungsmöglichkeit geben.

Als einziger Muskel der Ringmuskelschicht ist der M. levator pharyngis (Fig. 3, 4 u. 8: *lev.phar.*) anzusehen. Er entspringt, wie Fig. 8 zeigt, einer von der Pharynxarterie (*ab.*) verdeckten und von Fasern der äußeren Längsmuskelschicht gebildeten Furche, die vom Treffpunkt der beiden Knorpelnähte in der Medianlinie der Pharynxunterseite oralwärts zieht. Ungefähr in der Mitte dieser Furche verläßt der Levator pharyngis als breites, infolge der Formolbehandlung meist silbern glänzendes Band das Pharynxinnere und verläuft, stets gleich breit bleibend — bei einer ausgewachsenen *Helix pomatia* 1 mm breit — nach vorn oben, um unterhalb der Ansätze der großen Tentakeln an der vorderen Kopfwandung zu inserieren. Ich rechne ihn zur Ringmuskulatur, da er im Pharynx am äußeren Rande der Ringmuskelschicht auftritt, gerade an seiner Ursprungsstelle sehr von der Richtung der unter ihm gelagerten Längsmuskulatur abweicht und sich der Richtung der Ringmuskelschicht nähert. Daß er mit dem unter ihm liegenden obersten Muskelbündel der Längsmuskulatur, dem M. anterior (Fig. 6 und 13: *m.a.*) fest verbunden ist, spricht nicht für seine Zugehörigkeit zur Längsmuskelschicht, da einerseits die beiden Schichten des Bulbusbodens sich verflechten und überhaupt nicht mehr zu trennen sind, andrerseits aber eine sichere, feste Lage nur durch Verankerung an einem stärkeren Längsmuskel erlangt werden konnte. Einige Male gelang es mir, ihn sogar in festem Zusammenhang mit der über ihm liegenden Ringmuskelschicht zu finden.

Die Fig. 3 und 4 zeigen außer diesen Muskeln noch ein sehr dünnes Muskelband, das direkt nichts mit dem Pharynx zu tun hat, jedoch

dicht in der Nähe des Schlundkopfes verläuft, bei der Nahrungsaufnahme eine Rolle spielt und daher mit den Pharynxmuskeln betrachtet werden soll. Ich habe es als M. levator labii externi (*lev.lab.ext.*) bezeichnet. Es beginnt ebenfalls paarig hinter den Insertionsstellen des paarigen Protractor dorsalis lateralis, steigt nach oben divergierend in die Höhe und setzt in der Nähe der Endigung des Levator pharyngis an der vorderen Kopfwand an. Wie sein Name schon sagt, dient es zum Heben, besser gesagt zum Zurückziehen der äußeren Lippen (Fig. 2: *a.l.*).

Die gesamten Figuren vom Pharynx sind, um seinen Bau in klarer Form darzustellen, etwas schematisiert. Natürlich zeigen sich z. B. die Streichrichtungen der einzelnen Muskellagen durchaus nicht so klar, die Faserung ist, wenn sie überhaupt am unverletzten Pharynx zu sehen ist, in der Natur viel feiner, und ebenso sind die aus dem Schlundkopf austretenden zarten und durchscheinenden Muskelbänder stärker hervorgehoben. In Fig. 3 sind auch die auf der rechten Seite des Schlundkopfes gelegenen Arme des Levator pharyngis und des Levator labii externi sowie auch der rechte große Tentakelretractor nicht eingezeichnet.

e. Innere Pharynxmuskeln.

α) Allgemeine Anatomie: Wenden wir uns dem Pharynxinnern zu, so führt Fig. 9 schnell in seine innere Anatomie ein. Fig. 9 zeigt einen Schlundkopf, der durch den Medianschnitt vertikal in zwei symmetrisch gleiche Hälften zerlegt ist. Hinter dem quer durchschnittenen Kiefer (*Ki.*) beginnt die innere Pharynxhöhle. Zuerst setzt sich das schon in Fig. 2 von außen sichtbare zweite Lippenpaar (*i.l.*) weit ins Innere fort, mit der Pharynxdecke eine Rille bildend, so daß im Querschnitt auch die ganze vordere Partie der Pharynxhöhle eine T-förmige Öffnung darstellen würde. Diese von beiden Seiten weit ins Innere wulstartig vorspringenden Lippen werden von der Ringmuskelschicht und von Bindegewebe gebildet. Dort, wo man von außen am Schlundkopf die Knorpelnähte beobachtet, findet man im Innern den schon oft erwähnten Zungenstützapparat, meist Zungenknorpel genannt (*K.*). Er ist ein besonders auf seiner Schnittfläche stark weiß glänzender, fester, knorpelähnlicher Körper, der an seiner Spitze und an den beiden Seiten stark zurückgeschlagen die Gestalt eines Löffels hat. Dieser Knorpel dient der Zunge oder Radula (*r.*) als Stützapparat. Die Radula selbst ist ein feines, mit kleinen scharfen Zähnchen bewehrtes, chitiniges Häutchen, das auf einer Mem-

bran, der sog. Basalmembran (Rössler, 1885) oder Grundmembran (Rücker, 1889) aufsitzt. Die Radula ist selbst nicht Angriffspunkt der sie spannenden Muskeln, sie muß infolge der beim steten Gebrauch eintretenden starken Abnutzung zu schnell erneuert werden und läßt daher die Muskeln an einer Umbildung eines Teiles des inneren Mundepithels, der sog. »elastischen Membran« (Rücker, 1889: Subradularmembran; Amaudrut, 1898: lame élastique) ansetzen, mit der sie sich auch über den Knorpel legt und hinter dem Knorpel zu ihrer Bildungsstätte, der Radulapapille, herabsteigt (*e.M.*).

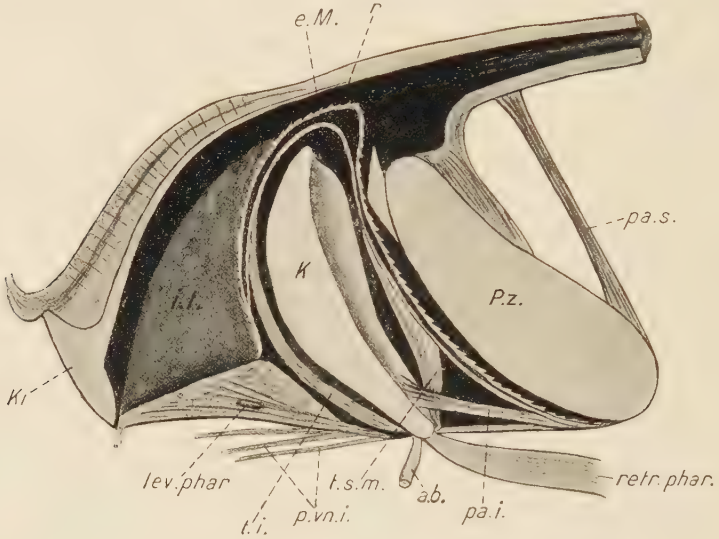

Fig. 9.
Pharynx durch einen Medianschnitt geöffnet, Innenansicht.

In der Papille finden wir ebenfalls einen Stützapparat, den Papillenzapfen (*P.z.*), der als fester gallertiger Pfropfen der Radulascheide Festigkeit verleiht und den Bildungsherd der Radula und die junge, eben gebildete Radula selbst vor Zerren und Reißen zu schützen hat.

β) Der Zungenknorpel mit den ansetzenden Muskeln: Da der Zungenknorpel der Ansatzpunkt für alle inneren Muskeln ist, so müssen wir ihn noch näher betrachten. Fig. 10 stellt ihn völlig herauspräpariert von vorne, Fig. 11 seine Rückenansicht dar. Der Knorpel einer ausgewachsenen Weinbergschnecke ist ungefähr 6 mm breit und 7—8 mm lang. Er besteht aus zwei symmetrisch zueinander liegenden Stücken, die sich in der Medianlinie fest aneinander legen und hier durch den M. horizontalis (*m.h.*) verankert sind. Die Rückenseite zeigt noch

ein stärkeres Muskelbändchen des M. horizontalis, das die caudalwärts gebogenen Knorpelränder verbindet und durch Kontraktion einander nähern kann.

Das zurückgeschlagene obere Drittel des Zungenknorpels ist von Muskelansätzen frei, es bildet die Kuppe, über die sich die Radula mit der »elastischen Membran« spannt, während das untere Stück, also zwei Drittel des gesamten Knorpels, alle Muskelbündel aufnimmt. Als stärkster Muskel setzt der M. flexor (*fl.*) am Knorpel an, der wie zwei mächtige Arme an den höchsten Stellen der von den Muskeln besetzten Knorpelseite seinen Ursprung nimmt. Fig. 6, auf der beim Ausschneiden des gesamten Zungenapparates noch ein Stückchen vom Knorpel stehen

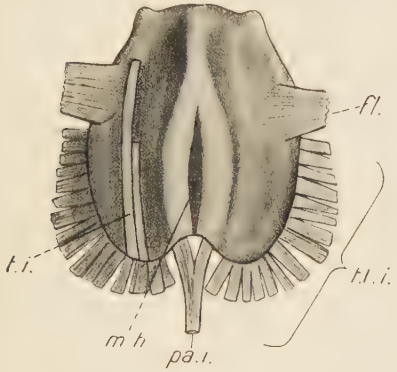

Fig. 10.
Zungenknorpel herauspräpariert und von der oralen Seite gesehen.

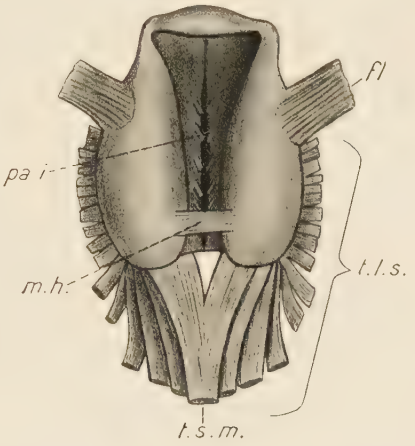

Fig. 11.
Zungenknorpel herauspräpariert und von der aboralen Seite geschen, die Tensores nach außen und unten zurückgeschlagen.

geblieben war, zeigt diesen Flexor, wie er nach vorne zieht und bald in der Ringmuskelschicht verschwindet; seine einzelnen Fasern lassen sich jedoch bei sorgfältigem Präparieren noch gut bis zum Munde verfolgen. Er ist kein einheitlich geschlossenes Muskelband, sondern nur ein oft lockeres, wenn auch starkes Bündel von einzelnen Muskelfasern, das sich in der Pharynxwand bald verliert.

An den Flexor schließen sich zu beiden Seiten noch viel lockerere Muskelzüge an, die Tensores laterales (Fig. 6, 10 u. 11: *t.l.*). Sie ziehen am ganzen Knorpelrand hinunter und heften sich somit an der von den Muskelschichten der Bulbuswände gebildeten Knorpelnaht an. Durch die Naht werden die Tensores laterales gespalten in »vordere« und

»hintere«, oder, weil der Knorpel selbst meist schräg nach vorne geneigt ist, in eine »untere« und »obere« Partie. Die vom Knorpel nach vorne und unten laufenden Fasern will ich Tensores laterales inferiores (*t.l.i.*) nennen; sie vereinigen sich, wie es Fig. 6 zeigt, am Boden der Pharynxhöhle mit der Ringmuskelschicht und gewinnen so einen festen Stützpunkt. Die hinter der Knorpelnaht entspringenden Tensores ziehen nach oben und setzen sich nahe der Knorpelspitze an der »elastischen Membran« an; im Gegensatz zum vorigen Muskel bezeichnen wir seine Bündel als Tensores laterales superiores (*t.l.s.*). Die untersten Fasern des Tensor lateralis superior, die schon an der Basis des Stützapparates entspringen, schließen sich zu zwei breiteren Armen zusammen, die sich ihrerseits wieder zu einem kräftigen, bei erwachsenen Tieren 1 mm breiten Muskelbande vereinigen, das als Tensor superior medius in der Medianlinie nach oben steigt, um an der elastischen Membran anzusetzen (Fig. 9). Seine Fasern sind in der Membran bis zur Zungenspitze zu verfolgen. Die Bündel des Tensor lateralis superior sind ihm dachziegelförmig von innen nach außen und von vorne nach hinten angelagert (Fig. 11).

Dem Tensor superior medius arbeiten als Antagonisten entgegen die Tensores inferiores (*t.i.*), zwei zarte, stark $^1/_2$ mm breite, durchsichtige Bänder, die gleichfalls an der Basis der beiden Knorpelstücke ihren Ursprung nehmen und vor dem Knorpel nach vorne oben steigen (Fig. 9 und 10). Ungefähr in der Höhe des Flexor setzen sie an der das freie Knorpelende überspannenden elastischen Membran an, ihre Fasern sind jedoch bis zu den Fasern des Tensor superior medius in der Membran zu verfolgen. Wie alle Pharynxmuskeln, so spaltet sich der Tensor inferior auch sehr leicht, was in Fig. 10 gezeigt sein möge.

γ) Die Muskeln der Radulapapille: Neben diesen eigentlichen Muskeln des Zungenapparates gibt es als »innere Pharynxmuskeln« noch Muskeln der Radulapapille. Wie Fig. 11 zeigt, gabelt sich der auf der Zeichnung nach unten umgelegte Tensor superior medius, bevor er an der Basis der Knorpelstücke ansetzt, in zwei Arme. Durch diese Gabel läuft nun der M. papillaris inferior (Fig. 5, 9, 10 u. 11: *pa.i.*). Er entspringt (Fig. 11) zu beiden Seiten der Medianlinie, in der die beiden Knorpelstücke aneinander gelegt sind, auf der Knorpelrückseite in einer ganzen Anzahl von kleinen, paarig zur Medianlinie angeordneten Muskelbündelchen, die sich zu zwei stärkeren Armen zusammenlegen. Die beiden Arme vereinigen sich, ihrerseits also auch eine Gabel bildend, zu einem Muskel (Fig. 10: *pa.i.*), der durch die Gabel des Tensor superior medius zum unteren und hinteren Rande der Papille läuft. Die Fig. 3,

4, 5, 8, und 9 zeigen deutlich, wie er sich bald verbreitert und die Papille mit einer handschuhfingerförmigen, feinen und durchscheinenden Hülle umgibt. Seine Fortsetzung findet er in dem zweiten Muskel der Radulascheide, der als M. papillaris superior (Fig. 3, 4 und 9: *pa.s.*) die Fasern des ersteren Muskels in der handschuhfingerförmigen Hülle aufnimmt und fast senkrecht nach oben zum Oesophagus läuft, an dessen unterem Rande er ansetzt. Die beiden Papillarmuskeln sind also im Grunde genommen ein einziger Muskel, der als breites Band die Papille umgibt und sich in zwei dünne Arme verjüngt, von denen der obere zum Oesophagus, der untere zum Knorpel verläuft. Einer ganz feinen, durchscheinenden Hülle, die von zarten Bindegewebsfasern von Knorpelnaht zu Knorpelnaht läuft und die Radulapapille mit ihren Muskeln einhüllt, haben wir schon bei der Beschreibung der Bulbuswände Erwähnung getan (Fig. 4: *bi.*).

Fig. 12 zeigt einen Längsschnitt durch einen Pharynx, bei dem die Schnittfläche um ungefähr 30° von der Frontalebene nach vorne geneigt ist, so daß der Schnitt senkrecht zur Achse des Zungenknorpels steht und die Mundöffnung und den Papillenzapfen in seinem oberen Drittel trifft. Die Zeichnung ist etwas mehr schematisiert als die übrigen, da der Papillenzapfen aus der von den Knorpelhälften gebildeten Rinne, in der er liegt, caudalwärts fortgerückt ist, um die zwischen Knorpel und Zapfen gelegenen, ebenfalls auseinandergerückten Muskeln und Membranen klarer zeigen zu können.

Da auf der Zeichnung alle Muskeln außer dem Tensor lateralis inferior zu sehen sind, wollen wir an ihr kurz die Muskeln des inneren Pharynx noch einmal aufzählen. Orientieren wir uns zuerst, so sehen wir den Kiefer zweimal angeschnitten (*Ki.*), die beiden inneren Lippen sich ins Innere wulstartig vorwölben (*i.l.*), vor und hinter dem quergeschnittenen Knorpel (*K.*) sind innen die Schnittflächen der elastischen Membran (*e.M.*), außen die der Radula (*r.*); die Papille wird vom quergetroffenen Papillenzapfen (*P.z.*) ausgefüllt.

Der M. horizontalis (*m.h.*) kettet die beiden Knorpelteile fest aneinander, an den beiden äußeren Knorpelenden setzen die mächtigen Arme des Flexor (*fl.*) an, dessen Fasern sich in den Bulbuswänden bis zum Munde verfolgen lassen; vor dem Knorpel sind die an der elastischen Membran ansetzenden dünnen Arme des Tensor inferior (*t.i.*), hinter dem Knorpel der Tensor superior medius (*t.s.m.*) quergetroffen. Letzterem seitlich und dachziegelförmig angeordnet zeigen sich die Querschnitte der einzelnen Bündel des Tensor lateralis superior (*t.l.s.*). Von den Papillenmuskeln sieht man den »unteren« (*pa.i.*) vom Knorpel

gabelförmig nach hinten ziehen, während der »obere« hinter der Papille angeschnitten ist (*pa.s.*).

Wenn ich versucht habe, die Muskulatur des Pharynx auf ein System zurückzuführen, so ist es, um es nochmals ausdrücklich zu

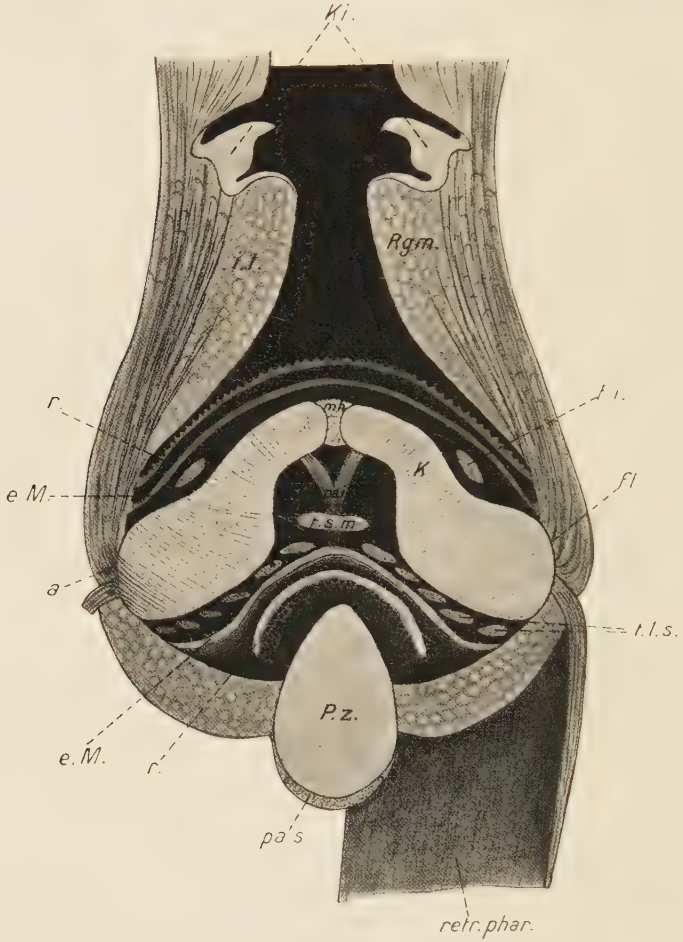

Fig. 12.
Pharynx durch einen Frontalschnitt geöffnet, Innenansicht.

betonen, aus rein didaktischen Gründen geschehen. Gewiß bestehen ja, wie ich zeigte, sehr viele in die Augen springende Anzeichen einer wirklichen Umkehr des Hautmuskelschlauches, aber auch die in einem solchen Falle eintreten müssenden Veränderungen, die in Änderung von Richtung und Lage, im Ablösen von Bündeln und Finden neuer

Insertionspunkte bestehen würden, glaube ich deutlich gezeigt zu haben. Viel schwieriger ist es nun, die »inneren« Pharynxmuskeln auch vielleicht als abgespaltene Muskelbänder des Hautmuskelschlauches aufzufassen. Wahrscheinlicher ist es aber, daß mit der Bildung des bindegewebigen Knorpels sich ebenfalls die den Knorpelapparat bedienenden »inneren« Muskeln als Mesopleura sekundär gebildet haben.

2. Mikroskopische Untersuchungen.

a) Orientierung am Schnitt: Den Beweis für die Richtigkeit der makroskopischen Untersuchungen zeigen die Mikrotomschnitte. Die Serienschnitte durch den Pharynx müssen natürlich die einzelnen Muskelschichten in derselben Reihenfolge und in der gleichen Richtung aufweisen, wie sie die makroskopischen Untersuchungen ergaben. Ich begnüge mich hier damit, einen Medianschnitt, der mit Delafields Haematoxylin und van Giesonscher Lösung gefärbt war, in Fig. 13 wiederzugeben.

Ein hohes Cylinderepithel kleidet fast den ganzen Mund aus; es wird auf der der Pharynxhöhle abgewendeten Seite ständig von

Fig. 13.
Pharynx, Mikrotomschnitt in der Medianlinie.

einer feinen Lage von faserigem Bindegewebe begleitet, das sich durch die van Gieson-Färbung sehr schön herausdifferenzierte.

An der Pharynxdecke wird die dem Epithel aufsitzende Cuticula nach vornehin immer dicker und bildet endlich den starken Kiefer; die verstärkte Cuticula an der Rückendecke hat das Epithel und die Muskelschichten vor den zerstörenden Wirkungen der Radulazähnchen zu schützen. Im Pharynxboden steigt das Cylinderepithel von einer

normal dicken Cuticula überzogen schräg nach oben an, wird immer niedriger und übersteigt als an manchen Stellen fast strukturlose, nur mit Kernen versehene »elastische Membran« den Zungenknorpel. Hinter dem Knorpel bildet die zum Cylinderepithel bald wieder stärker werdende »elastische Membran« eine Falte, die bis zum Ende der Radulapapille reicht (Fig. 13: *gr.F.*). Während die Membran beim Übersteigen des Zungenstützapparates sich der Oberfläche desselben anschmiegen muß, also ihre seitlichen Ränder nach unten schlägt und so ein löffelartiges Gebilde darstellt, dessen Höhlung nach unten liegt, muß sie sich bei der Bildung der großen Falte dem Stützapparat der Papille anlegen. Sie umfaßt daher den Papillenzapfen und bildet so eine fast geschlossene Röhre, die dorsal nur durch einen Spalt offen bleibt. Fig. 14 zeigt sie uns im Querschnitt, wo sie einen fast geschlossenen Kreis darstellt. Die Radula, die sich in allen Teilen der elastischen Membran anschließt, macht natürlich sowohl die nach unten geöffnete Löffel- als auch die oben geschlitzte Röhrenbildung mit; sie steigt in die große Epithelfalte herunter und wird an ihrem Ende von einem Kranze von fünf Zellreihen, deren Zellen schon durch ihre außergewöhnliche Größe auffallen, den Odontoblasten, gebildet. In Fig. 14 ist im Querschnitt eine solche Reihe von Odontoblasten (*od.*) angeschnitten.

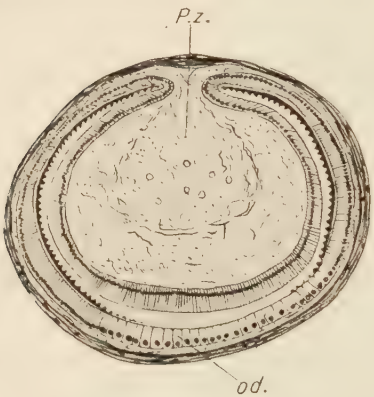

Fig. 14.
Radulascheide, Querschnitt.

Unter dem Oesophagus wird vom Epithel noch eine kleine Falte gebildet, in der eine dem Kiefer ähnliche cuticulare Chitinablagerung, die sogenannte Gaumenplatte (Bergh, 1884: palatal plates) stattfindet, die als Verschluß die große Falte vor dem Eindringen von Fremdkörpern zu schützen hat. Die Falte selbst dient als Ansatzpunkt für die Ringmuskelschicht (Fig. 13: *kl.F.*).

b) Muskulatur der Pharynxwände: Die in Fig. 13 angeschnittene Muskulatur ist nun folgende: Im Pharynxboden ist das reiche Polster der quergetroffenen, inneren Ringmuskulatur zum Knorpel hin verstärkt durch die Bündel des Tensor lateralis inferior zu sehen, unter diesen befindet sich die in der Schnittrichtung verlaufende Längsmuskelschicht, deren oberes und stärkeres Bündel als M. anterior (*m.a.*) unter

der Ringmuskelschicht nach vorne verläuft und, wie Fig. 9 schon zeigte, dem Levator pharyngis als Stützpunkt dient. Die Pharynxdecke, die stärker vergrößert in Fig. 15 dargestellt ist, zeigt drei Muskellagen. Über einer starken Cuticula (*c.*) liegt hohes Cylinderepithel (*E*), das von der schon erwähnten dünnen Bindegewebslage (*bin.*) bedeckt ist. Hierauf folgen drei Muskellagen und zwar zu unterst die Ringmuskelschicht (*Rgm.*) natürlich quergetroffen, sodann der längsgetroffene »hintere Gurt« (*iug.post.*) und darüber wieder quergetroffen der »vordere Gurt« (*iug.ant.*). Letzterer stellt auch hier wieder die stärkste Muskellage dar, die bedeckt wird von einer Lage ebenfalls quergetroffener, noch zu ihr gehöriger, feinerer Muskelfasern, die zwischen blasigen Bindegewebszellen eingebettet sind. Diese drei Muskelsysteme machen, wie ich schon früher erwähnte, die feste Kieferplatte aus, sie werden aber von zarten Muskelfasern noch zusammengehalten, die bei den makroskopischen Untersuchungen noch nicht zu sehen waren, deren Bestehen aber schon beim Abtrennen der einzelnen Schichten der Kieferplatte Schwierigkeiten bereitete. Es sind dieses dünne Muskelbündel, die zum Epithel senkrecht stehen, die ganze Höhe der Kieferplatte durchziehen und ein Auseinanderfallen der den drei Schichten zugehörigen Muskelbündel verhindern und so erst für die Festigkeit der Kieferplatte sorgen. Da diese Muskeln sowohl zur Längs- als auch zur Ringmuskulatur senkrecht stehen und die ganze Pharynxdecke der Höhe nach durchqueren, will ich sie als »M. transversales pharyngis« (*m.tr.ph.*) bezeichnen.

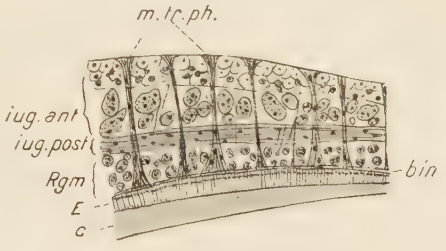

Fig. 15.
Rückendecke des Pharynx, Medianschnitt.

Auf den Pharynxbacken war die Richtung der Längs- und Ringmuskeln gleich, der mikroskopische Schnitt (Fig. 13) zeigt daher auch über dem faserig-bindegewebigen Papillenpfropfen nur Muskeln in einer Richtung, die an der vom Epithel gebildeten kleinen Falte ansetzen.

c) Innere Pharynxmuskeln: Von den eigentlichen Muskeln des Radulaapparates kann in Fig. 13 nur der in der Medianlinie liegende Tensor superior medius zu sehen sein, da alle anderen paarig auftreten; ebenso sind die beiden Arme des M. papillaris im Schnitt vorhanden.

d) Knorpel: Welche Muskulatur befindet sich nun in den Stützapparaten? Kiefer und Gaumenplatte sind cuticulare Abscheidungen,

Muskeln können also zu ihrem Aufbau nicht beitragen. Der Zungenknorpel verhält sich jedoch anders[1]. Querschnitte vom Knorpel zeigen (Fig. 16), daß die beiden Knorpelhälften in ihrem gewebigen Aufbau zwei fast völlig in sich abgeschlossene Gebilde sind, die durch den M. horizontalis fest miteinander verbunden werden und nur durch die an den Knorpelnähten in den Stützapparat eindringenden Muskeln mit anderen Geweben in nähere Verbindung treten (Fig. 12: *a.*). Eine faserige, sich durch VAN GIESON sehr schön herausdifferenzierende bindegewebige Hülle grenzt den Knorpel nach außen ab, ohne in ihn einzudringen. Quer durch die beiden Knorpelhälften spannen sich von vorne nach hinten feine Muskelfasern (Fig. 16 u. 17). Sie gehen von der vorderen bindegewebigen Hülle zur hinteren, sind beim erwachsenen Tier ungefähr 1 mm lang, stehen zu den bindegewebigen Hüllen senkrecht und konvergieren infolge der löffelförmigen, hinten ausgehöhlten Gestalt des Knorpels von vorne nach hinten zu. In der Mitte schmaler, breitet sich jede einzelne Muskelfaser nach beiden Enden konisch aus — ich konnte zuweilen auch Verästelungen wahrnehmen — und setzt an der Hülle an. Die von diesen »Knorpelmuskeln« gebildeten Hohlräume füllt zelliges Bindegewebe aus. In der Mitte des Stützapparates bei den Ansatzstellen des M. horizontalis überwiegen noch die Muskelfasern, bald aber treten diese an Zahl vor der bindegewebigen Füllmasse zurück. Während das zellige Bindegewebe dem Knorpel die nötige Steifheit gibt, sorgen die durchquerenden Muskeln für ein festes Zusammenhalten des ganzen Stützapparates. Daß die Autoren das blasige Bindegewebe bald für quergetroffene Muskelfasern, bald für echte Knorpelzellen, bald aber für einfache Bindegewebszellen hielten, werde ich in der Literaturbesprechung noch anführen. Das Eindringen des

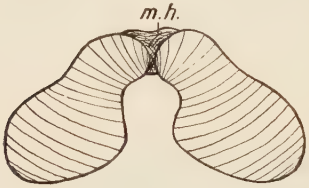

Fig. 16.
Zungenknorpel, schematischer Querschnitt.

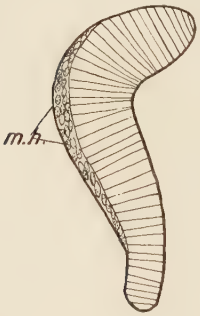

Fig. 17.
Zungenknorpel, schematischer Längsschnitt.

[1] Fig. 16 zeigt schematisch einen Knorpelquerschnitt, Fig. 17 einen nahe der Medianlinie geführten Längsschnitt; die beiden Schemata zeigen die in den Schnittebenen verlaufenden Muskelfasern.

Flexor und der übrigen an den Nähten ansetzenden Muskeln zeigt (Fig. 12: *a*.), daß wahrscheinlich die im Knorpel befindlichen Muskelfasern von außen her in den Stützapparat eingedrungen sind und sich in der Knorpelgrundsubstanz, dem zelligen Bindegewebe, in der in den Fig. 16 u. 17 angegebenen Weise angeordnet haben.

e) Papillenzapfen: Als Stützapparat der Papille kommt der Papillenzapfen in Betracht (Fig. 13 und 14). Die dem röhrenförmig gebogenen Epithel außen aufsitzende faserige Bindegewebshülle dringt (Fig. 14) durch den Schlitz der Epithelröhre in das Innere der Röhre ein, zerteilt sich hier in feine Fasern in einer die ganze Röhre ausfüllenden, homogenen Grundmasse, mit der sie den Papillenzapfen bildet. Die VAN GIESON-Färbung zeigt, daß die auftretenden Fasern keine Muskelfasern, sondern nur bindegewebiger Natur sind. Der Papillenzapfen besitzt eine ziemlich große Elastizität und Widerstandsfähigkeit, letztere ist natürlich bei dem mit festen Zellen aufgebauten und durch Muskelbänder fest zusammengehaltenen Zungenknorpel größer. Der Zapfen hat einen bläulicheren Schein als der Zungenstützapparat und ähnelt daher in seinem Aussehen sehr dem hyalinen Knorpel.

3. Physiologische Betrachtungen.

Am Schlusse unserer morphologischen Betrachtungen über den Pharynx liegt es nahe, auch die physiologische Seite zu berühren. Betrachten wir also eine fressende *Helix pomatia*! Hat sie mit Hilfe ihrer Tentakeln Nahrung gefunden, so beginnt sie bei der allgemein großen Gefräßigkeit der Schnecken sofort mit der Nahrungsaufnahme. Durch Kontraktion der Protractoren und des Levator pharyngis wird der Pharynx in der Kopfhöhle nach vorne gezogen. Der besonders starke Levator pharyngis bewirkt dabei eine fast senkrechte Stellung des ganzen Pharynx zur Fußsohle, so daß der Kopf der Schnecke an Höhe sehr zunimmt (Fig. 18, *a*). Der Levator labii externi zieht das »äußere Lippenpaar« oder die Lippententakeln zur Seite, damit der Kiefer mit den über der Kieferleiste befindlichen Mundpapillen und der unter ihr sitzenden T-förmigen Mundöffnung frei wird (Fig. 2). Während die nach vorne gesenkten Fühler die Nahrung in weitem Umkreise prüfen, wird die sofort aufzunehmende Nahrung seitlich von den äußeren Lippen und vor der Mundöffnung von den fünf Mundpapillen vor der Aufnahme aufs genaueste untersucht. Hält man einer fressenden Schnecke einen nicht genießbaren Gegenstand unter die Papillen, so stellt sie sofort die Nahrungsaufnahme ein.

Den Hauptfaktor beim Fressen bildet natürlich der Zungenknorpel

mit der ihn überspannenden Radula. Durch die zwischen den beiden Knorpelstücken auf der Pharynxunterseite in den Schlundkopf einmündende Pharynxarterie (Fig. 8 u. 9: *a.b.*) wird Blut in den zwischen Knorpel und elastischer Membran befindlichen Hohlraum gepreßt. Die elastische Membran und die ihr aufsitzende Radula werden so durch Blutdruck prall gespannt; ein Zurückfließen des Blutes wird wahr-

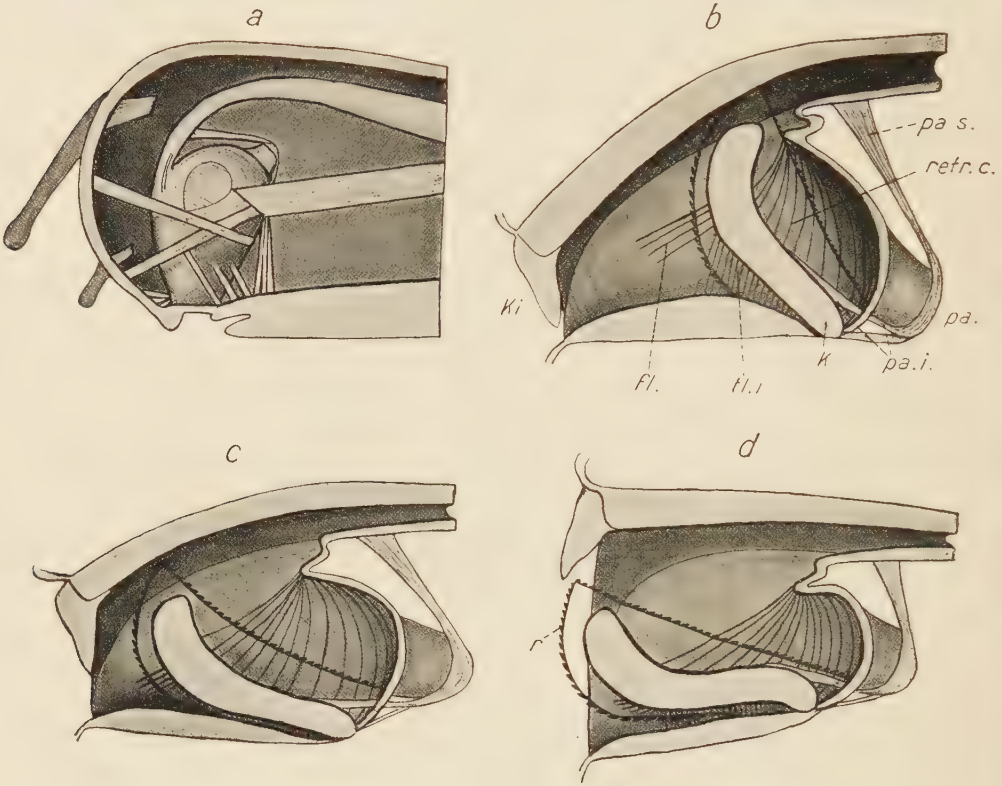

Fig. 18*a*—*d*.

Stellungen des Pharynx und des Radulaapparates beim Fressen. a) Freßstellung des Pharynx in der Körperhöhle, b—d) verschiedene Stellungen des Zungenknorpels und der Radula im Pharynx.

scheinlich durch Kontraktion der muskulösen Wände der zuführenden Blutbahnen ventilartig verhindert (G. Schmidt, 1915). — Eine Bewegung des so gespannten Zungenapparates geschieht durch die Bewegung des Knorpels. Der Knorpel arbeitet als einarmiger Hebel; sein Drehpunkt ist seine untere Kante, die Knorpelbasis, die infolge des Zusammenarbeitens des Protractor ventralis superior (Zug oralwärts), des Protractor ventralis inferior (Zug ventralwärts) und des

Retractor pharyngis (Zug caudalwärts) festgelegt ist (Fig. 18a). Die Angriffspunkte der Kraft sind die Ansatzstellen der den Knorpel bewegenden Muskeln; am freien Knorpelende greift die Last an. Als Muskeln kommen die am Knorpel ansetzenden Muskeln in Betracht, weniger die an der elastischen Membran inserierenden Tensores inferiores, der Tensor superior medius und die Tensores laterales superiores — sie sorgen besonders für ein straffes Gespanntsein der »elastischen Membran« und der dieser aufsitzenden Radula auf dem Knorpel — als vielmehr der Flexor, die Tensores laterales inferiores und die zur kleinen Epithelfalte aufsteigenden Ringmuskelfasern (Fig. 18b—d).

Unter Kontraktion der Längsmuskeln, die die Längsachse des Pharynx verkürzt, beugen der Flexor und die Tensores laterales inferiores die Zunge nach vorne, die der scharfen Kante des zurückgeschlagenen Knorpels aufsitzende Zähnchenreihe der Radula ergreift die Nahrung und reißt ein Stück derselben bei der Rückdrehung der Zunge durch Pressen gegen den nur passiv wirkenden Kiefer ab. Bei der Rückdrehung erschlafft die Längsmuskulatur mit den vorwärts beugenden Muskeln, die Ringmuskulatur schließt als Mundsphincter den Mund, und ihre Kontraktion läuft vom Munde nach hinten weiter, immer den Zungenknorpel mit der durch den allseitigen Druck zusammengeballten Nahrung vor sich hertreibend. Aber der Knorpel hat auch eine selbständige Rückwärtsbewegungsmöglichkeit durch Zug: Die von der Knorpelnaht nach hinten und oben steigenden Fasern der Ringmuskelschicht (Fig. 18b: *retr.c.*) haben, da sie durch die Vorwärtsdrehung des Knorpels sich der Richtung der Pharynxachse nähern, eine sehr große Kraft, mit der sie den Knorpel zurückziehen; sie können daher wohl als »Knorpelretractoren« bezeichnet werden.

Der Tensor superior medius und die Tensores laterales superiores haben nur eine spannende Tätigkeit, ihre aktive Zugkraft, mit der sie an der elastischen Membran ziehen, kann für die Rückwärtsbewegung des Knorpels durchaus nicht in Betracht kommen, da diese Muskeln am Knorpel selbst ihre Insertionspunkte haben. Daß sie wesentlich stärker sind als ihre Antagonisten, die Tensores inferiores, ist erklärlich, haben sie doch bei der Rückdrehung der einen großen Nahrungsballen vor sich herschiebenden Radula die nötige Festigkeit zu verleihen.

Die »elastische Membran« und die Radula bilden in ihrem ganzen Verlauf ein festes Gefüge, so daß beim Vorwärtsgleiten des Zungenapparates die Papille sich dem Oesophagus nähert, beim Zurückdrehen des Knorpels die Radulascheide aber wieder nach unten geht (Fig. 18, b–d).

Außerdem kontrahieren sich bei der letzteren Bewegung der Zungenscheide die Papillarmuskeln, und zwar zieht der »untere« die Papille samt dem M. papillaris superior zum Knorpel, während der »obere« seinerseits durch Kontraktion auch noch an der unteren Wand des Oesophagus zieht und dessen Öffnung zum Munde hin erweitert; die Öffnung des Oesophagus wird also sowohl durch die Drehung der Radula als auch durch Kontraktion beider Papillarmuskeln erreicht.

Der geöffnete Oesophagus wird von den von der Pharynxdecke zum Oesophagus ziehenden Längsmuskeln durch Kontraktion nach vorne gezogen, so daß die Radula, wenn sie ihre ganze Drehung vollendet hat, gerade vor die Öffnung des Oesophagus stößt und den Nahrungsballen in ihn hineinschieben kann, wo er dann durch die peristaltischen Bewegungen der Ring- und Längsmuskulatur des Verdauungstractus weiter befördert wird. Die Gaumenplatte schützt die große zur Radulapapille führende Epithelfalte vor eindringenden Fremdkörpern. Ein Gleiten der Radula (gegen Huxley, 1853, und Geddes, 1879) ist wegen der allseitigen Ansatzpunkte der Tensoren an der elastischen Membran und wegen des straffen Aufsitzens der Radula auf dieser Membran anatomisch undenkbar, ebenso findet ein Zerkleinern der Nahrung (gegen Semper, 1857/58, Hanitsch, 1888) im Pharynx nicht statt.

4. Zusammenfassung der Pharynxmuskulatur.

Nach den morphologischen und physiologischen Beobachtungen läßt sich also die Muskulatur des Pharynx in die muskulösen »Pharynxwände«, in »äußere« und »innere Pharynxmuskeln« einteilen. Die Bulbuswände bestehen aus zwei Schichten, der äußeren »Längsmuskelschicht« und der inneren »Ringmuskelschicht«. Die Längsmuskelschicht bildet durch Dehnung des Pharynx und durch Entstehung der Knorpelnähte den »vorderen« und »hinteren Gurt«. Außer dem Levator pharyngis bildet die Längsmuskulatur alle »äußeren Muskeln«, die Ringmuskelschicht außer den Papillarmuskeln alle »inneren Muskeln«. Zu den »äußeren Muskeln« gehören die den Pharynx in der Leibeshöhle verankernden Muskeln, die ein Vorstülpen und Aufrichten des Schlundkopfes ermöglichen: die zahlreichen Protractoren, der Levator und der Pharynxretractor. Alle setzen außer dem Levator, dem Protractor dorsalis lateralis und den Protractores laterales am Knorpel an und geben somit dem Zungenstützapparat bei seiner Arbeit als einarmigem Hebel einen festen Stützpunkt.

Bei den »inneren Muskeln« haben wir drei Gruppen zu unter-

scheiden: die die »elastische Membran« und die Radula »spannenden«, die den Zungenknorpel mit der Radula »bewegenden« Muskeln und die »Papillarmuskeln«. Zu den »spannenden« gehören die zarten Tensores inferiores auf der einen und der Tensor superior medius mit den seitlich ihm anliegenden Tensores laterales superiores auf der anderen Knorpelseite; letztere sind stärker, da sie den ganzen Zug beim Abreißen und Transport der Nahrung auszuhalten haben. Von den »bewegenden« Muskeln ziehen die Fasern des Flexor und des Tensor lateralis inferior nach vorne. Das Zurückbringen des Radulaapparates in die alte Lage besorgt allein die Ringmuskulatur und zwar vor dem Knorpel durch Druck, hinter dem Knorpel durch Zug der als »Knorpelretractoren« wirkenden Fasern; eine gänzlich untergeordnete Rolle beim Zurückziehen spielen die an der herabsteigenden »elastischen Membran« ansetzenden Tensoren. Die dritte Gruppe bilden die »Papillarmuskeln«, die die Öffnung des Oesophagus im Pharynx erweitern und der Papille festen Halt geben.

5. Literatur über den Pharynx.

Die Schlundköpfe der Gastropoden sind alle nach einem und demselben Schema gebaut, es müssen also bei der Literaturdurchsicht auch Arbeiten berücksichtigt werden, die gerade nicht den Pharynx von *Helix pomatia* behandeln. Prinzipielle Unterschiede kommen bei den »inneren Pharynxmuskeln« nicht vor, es treten nur Variationen durch die ungleiche Entwicklung und die inkonstante Anzahl der Knorpel auf. Die »äußeren Pharynxmuskeln« variieren allerdings sehr stark, da bald ein vorstülpbarer Rüssel, bald ein blasig aufgetriebener Pharynx gebildet wird.

Die erste größere Arbeit ist die 1817 erschienene von Cuvier; er fand bei *Limax* »äußere« und »innere« Pharynxmuskeln; die »inneren« besorgen den Zungenapparat, jedoch sieht er für den Hauptfaktor der gesamten Pharynxbewegung den Radulasack an. Die gleichen Ansichten teilen Rössler (1885) und Yung und Garnauld (1887). Ihnen gegenüber stehen Troschel (1849), Geddes (1879) und Hanitsch (1888), die den »äußeren Pharynxmuskeln« die Hauptarbeit bei der Schlundkopfbewegung zusprechen. Schon 1853 vermutete jedoch Huxley, daß die »äußeren« Muskeln nur die Bewegung des gesamten Schlundkopfes in der Leibeshöhle, die »inneren« dagegen das Arbeiten des Zungenknorpels besorgen, wie es ja auch die späteren Arbeiten von Paravicini (1896), Amaudrut (1897 u. 1898) und Beck (1912) durch die anatomischen Befunde beweisen.

Infolge der Unkenntnis über den Verlauf der einzelnen Muskelstränge kamen die älteren Autoren zu sonderbaren Resultaten; so nahmen Huxley (1853) und Geddes (1879) ein Gleiten der Radula auf dem Zungenknorpel an, während Semper (1857, 1858) und Hanitsch (1888) der Radula eine kauende und die Nahrung zerkleinernde Arbeit zuschrieben. Für die Bildungsstätte der Radula hielten Joyeux-Laffuie (1882) und Semper (1857, 1858) den Papillenzapfen; Joyeux-Laffuie bezeichnet ihn als »cartilage producteur«, und Semper nennt ihn »Zungenmatrix«; letzterer hält die Bindegewebsfasern in seiner »Zungenmatrix« für muskulös und beschreibt sie als Muskelfasern, er hält außerdem ein allmähliches Vorschieben der Radula für unmöglich und nimmt eine periodische Häutung derselben an. Erst durch die Arbeiten von Rössler (1885) und Rücker (1889) wird die Bildungsweise der Radula durch die Odontoblasten beobachtet und eingehend beschrieben. Semper (1857, 1858) hält den Zungenknorpel bei *Aplysia* für völlig muskulös, indem er die Bindegewebszellen für quergeschnittene Muskelbündel hält, de Lacaze-Duthiers (1887) sieht bei *Testacella* die Zellen des Zungenstützapparates für echte Knorpelzellen an, während Loisel (1893), Beutler (1901) und Plate (1891) ihnen bindegewebigen Charakter zuschreiben. Erst Schaffer (1906) scheint die Frage gelöst zu haben, indem er durch Farbreaktionen zeigt, daß sie ein Mittelding zwischen beiden Gewebsarten darstellen; er behält jedoch den einmal gebräuchlichen Namen »Zungenknorpel« bei. Die bindegewebige Hülle, die die Knorpel umgibt, wurde von Beutler (1901) für eine dünne Schicht von Muskelfasern gehalten. Ganz besonders feine Muskelstränge glaubten Yung (1887) und Paravicini (1896) vom Pharynxretractor zum Schlundring gehend gesehen zu haben; beide Autoren nennen sie Retractoren des Schlundringes, Yung beschreibt sie bei *Cyclostoma elegans*, Paravicini bei *Helix*. Es kann sich hierbei, wie auch schon Amaudrut (1898) zeigt, nur um zarte Stränge der bindegewebigen Hülle handeln, die den Retractormuskel und den ganzen Schlundring umhüllen.

Wir sehen, daß bei allen Forschern schon eine Aufteilung des gesamten muskulösen Pharynx in »äußere« und »innere« Muskeln sich vorfand. Die Begriffe und Grenzen bei den beiden Gruppen schwankten jedoch sehr, da einerseits die einzelnen Muskeln noch gar nicht eindeutig festgelegt und einheitlich bestimmt waren, andrerseits die muskulösen Bulbuswände stets als Muskeln der einen oder anderen Gruppe zugeteilt wurden. Eine klare Darstellung vom Pharynx gibt zuerst de Lacaze-Duthiers (1887), er beschreibt *Testacella*. Zu den »äußeren

Muskeln« rechnet er die von ihm gesehenen Protractoren und Retractoren, die den Bulbus in der Leibeshöhle hin- und herbewegen und den Rüssel ausstülpen, zu den »inneren« zählt er die Muskeln, die im Pharynx einzelne Partien bewegen, und zwar beschreibt er als »muscles superficiels« die äußere Hülle und die Längsmuskulatur, als »fibres circulaires« die Ringmuskelschicht und als Radulamuskeln den Knorpel mit den ansitzenden Muskeln.

Mit diesem Prinzip, die Muskulatur in »äußere« und »innere« Muskeln zu scheiden, bricht Loisel in seiner Arbeit über *Helix pomatia* (1892), er zerlegt den ganzen Schlundkopf in den »vorderen«, »mittleren« und »hinteren« Radulamuskel und in die Papillenmuskeln. Zu dem »vorderen« rechnet er die ganze Mundhöhle — d. h. den Raum vor dem Knorpel —, den Levator pharyngis und den Tensor lateralis inferior, den er vorne im Boden der Pharynxhöhle sich kreuzen läßt; der »mittlere« Radulamuskel umfaßt die Längs- und Ringmuskulatur der mittleren Bulbuswände, den Flexor und den Tensor superior medius; als »hinterer« Radularmuskel ist der Pharynxretractor gedacht, und die »Papillenmuskeln« fassen die hintere Pharynxwand und unsere M. papillares zusammen. Mit dieser Einteilung hat Loisel keinen glücklichen Griff getan, die Darstellung ist weniger klar als bei den früheren Pharynxbeschreibungen, und mit dem besten Willen kann man sich schwerlich eine Vorstellung machen von der Tätigkeit der einzelnen Muskelsysteme, die durch diese grobe Trennung auseinandergerissen und zu vier Muskeln willkürlich vereinigt sind.

So geht die nächste Arbeit von Paravicini (1896) über den *Helix*-pharynx auch wieder auf die alte Einteilung zurück. Paravicini beschreibt als »extrinseke Muskeln« diejenigen Muskelbänder, die den Pharynx in der Leibeshöhle befestigen. Die »intrinseken«, teilt er ein in Muskeln, die zum Knorpel keine Beziehung haben — M. triangularis (= Protractor dorsalis lateralis und Protractor ventralis superior in unserer Aufzeichnung) und M. papillaris anterior (= M. papillares) — und in Muskeln, die zum Knorpel Beziehung haben. Zu letzteren zählt er a) die »Papillarmembran« (= bindegewebige Hülle mit unterliegender Muskelschicht), b) den »Horizontalmuskel« (auch in unserer Aufzählung als M. horizontalis bezeichnet), c) den »M. papillaris posterior« (= wahrscheinlich die Fibrillen des Tensor lateralis superior), d) den »M. radularis medius« (= »mittlerer Radulamuskel« nach Loisel, = Tensor lateralis + Flexor + Bulbuswand nach unserer Aufzählung), e) Constrictor pharyngis (= Ringmuskulatur der Mundhöhle), f) M. radularis anterior (= Loisels »vorderer

Radulamuskel« ohne Levator pharyngis) und g) M. protractor radulae (= Tensor inferior).

Wenn auch die Beschreibung, die Paravicini vom Schlundkopf der Weinbergschnecke gibt, wesentlich klarer ist als die von Loisel, so findet doch auch hier wieder eine Aufteilung der Bulbuswände und somit eine unübersichtliche Verquickung derselben mit den »äußeren« und »inneren« Muskeln statt.

Bis zum Jahre 1896 ist somit der Pharynx von *Helix pomatia* von Loisel und Paravicini in seinen Hauptzügen gesehen und beschrieben worden, eine klare Beschreibung seiner Morphologie bis ins Kleinste und seiner Physiologie gibt aber erst Amaudrut in seinen Arbeiten von 1897 und 1898. Er scheidet die inneren Muskeln von den muskulösen Pharynxwänden und erhält somit die Bulbuswände mit den außerhalb liegenden, den Pharynx verankernden Muskeln und die im Innern des Schlundkopfes gelegenen »inneren« Muskeln. Allerdings findet sich auch in diesen neuesten Arbeiten über den Pharynx von *Helix pomatia* noch keine klare Trennung zwischen den Wänden und den »äußeren«, zur Leibeshöhlenwand führenden Muskeln, wie ich sie stets bei meinen Präparationen beobachtete. So behandelt auch Amaudrut die »äußeren« Muskeln mit den Bulbuswänden zusammen. Den äußeren Pharynx teilt er ein in »muscles longitudinaux de la face inférieure«, in »muscles longitudinaux des faces latérales« und »fibres circulaires«. Bei den Seitenwänden unterscheidet er »extrinseke« und »intrinseke« Muskeln, wobei natürlich die etwas freier liegenden Fasern der Längsmuskelschicht, die in Wirklichkeit noch die Bulbuswand mitbilden, als selbständige Bündel zu den »intrinseken« freien Muskeln gerechnet werden. Die »extrinseken« Fasern bezeichnet er als faisceau buccal latéral supérieur (= Protractor dorsalis lateralis), faisceau buccal latéral inférieur (= Protractor lateralis, den ich in zwei dünnen Bändchen auf jeder Pharynxseite beobachtete), faisceaux extrinsèques (= Protractor ventralis superior). Zu den »intrinseken« gehören die faisceaux sagittals, faisceaux oesophagiens und faisceaux buccals supérieurs (= Bündel, die zusammen unsern »hinteren Gurt« bilden) und die faisceaux intrinsèques (= den untersten Fasern des »vorderen Gurtes«). Auch im Verlauf dieser Muskelbündel muß ich von dem von mir Gesehenen Unterschiede konstatieren: Amaudrut läßt die Fasern des »vorderen Gurtes« nicht den Pharynxrücken überspannen, er nimmt vielmehr als oberste Fasern der Kieferplatte längsgerichtete Muskulatur an. Der »hintere Gurt« hingegen setzt bei Amaudrut quer über den Pha-

rynxrücken hinweg, nachdem er an seinem oralwärts gelegenen Rande die Buccalganglien bedeckt hat, die doch in Wirklichkeit ganz außerhalb der Bulbuswände und weiter caudalwärts unter dem Oesophagus liegen. Von den »äußeren Muskeln« beschreibt er nicht die Protractores ventrales inferiores, den Levator pharyngis, den Levator labii externi und den zweiten Protractor lateralis, bei den Bulbuswänden fehlen die die Kieferplatte zusammenhaltenden Transversalmuskeln und der dem Levator pharyngis festen Ansatzpunkt bietende M. anterior. Als Muskelschichten beschreibt Amaudrut die beiden bindegewebigen Hüllen, von denen die innere dem Epithel des Schlundkopfes aufsitzt, während die äußere, wie ich ja schon feststellte, die Radulascheide mit der hinteren Pharynxhälfte von außen umgibt und die Papillarmuskeln und die Buccalganglien einhüllt. Einerseits zeigte jedoch schon die van Gieson-Färbung ihren bindegewebigen Charakter, andererseits muß ihre zarte, durchsichtige Konsistenz ihr jeden Anspruch, eine Muskelschicht zu sein, nehmen.

Die »innere« Muskulatur hat Amaudrut sehr gut von den Bulbuswänden zu trennen gewußt; ich habe somit die von ihm angeführte Nomenklatur übernommen, nur bei der Benennung des die beiden Knorpel verbindenden Muskels bin ich auf den älteren Autor Loisel (1893) zurückgegangen und habe ihn »M. horizontalis« anstatt »muscle transverse« genannt. Außer den von ihm beschriebenen »inneren Muskeln« habe ich noch den Tensor lateralis inferior und den Knorpelretractor angeführt, da sie, obwohl sie meistens mit der Ringmuskelschicht zusammen verlaufen, ja selbst ein Stück derselben bilden, doch durch ihre spezialisierte Funktion als einzelnes Muskelbündel angeführt werden müssen. Amaudrut spricht nämlich dem Knorpel außer durch den Flexor jede Eigenbewegung ab und überträgt sie den Tensoren, die die »elastische Membran« vorwärts- und rückwärtsziehen und, da ein Gleiten der Membran auf dem Knorpel unmöglich ist, ebenfalls den Knorpel bewegen sollen. Ich halte die Tensoren nur für »spannende« Muskeln, da sie dem Stützapparat eine solch schnelle und kräftige Bewegung nicht erteilen können, liegen sie doch nicht in der Zugrichtung, sondern setzen sogar am Knorpel selbst an und könnten ihn höchstens zusammendrücken. Ich gebe nach meinen Befunden dem Knorpel Eigenbewegung: der Flexor und der Tensor lateralis inferior beugt ihn nach vorne, die Ringmuskulatur drückt bei der Rückdrehung vorne als Sphincter und zieht hinten als Knorpelretractor.

Auf Amaudrut stützt sich Karl Beck (1912), der die den Heliciden nahestehende Buliminusgruppe untersuchte und die gleichen

»inneren Muskeln« fand. Auch die »äußeren Muskeln« von *Buliminus* ähneln sehr den Pro- und Retractoren bei *Helix pomatia*, ich habe daher die Nomenklatur zum Teil bei *Helix* wieder anwenden können.

B. Columellarmuskel.

Nach Aufpräparieren einer *Helix pomatia* zeigt sich als größter, frei in der Körperhöhle verlaufender Muskel der Columellar- oder Spindel-

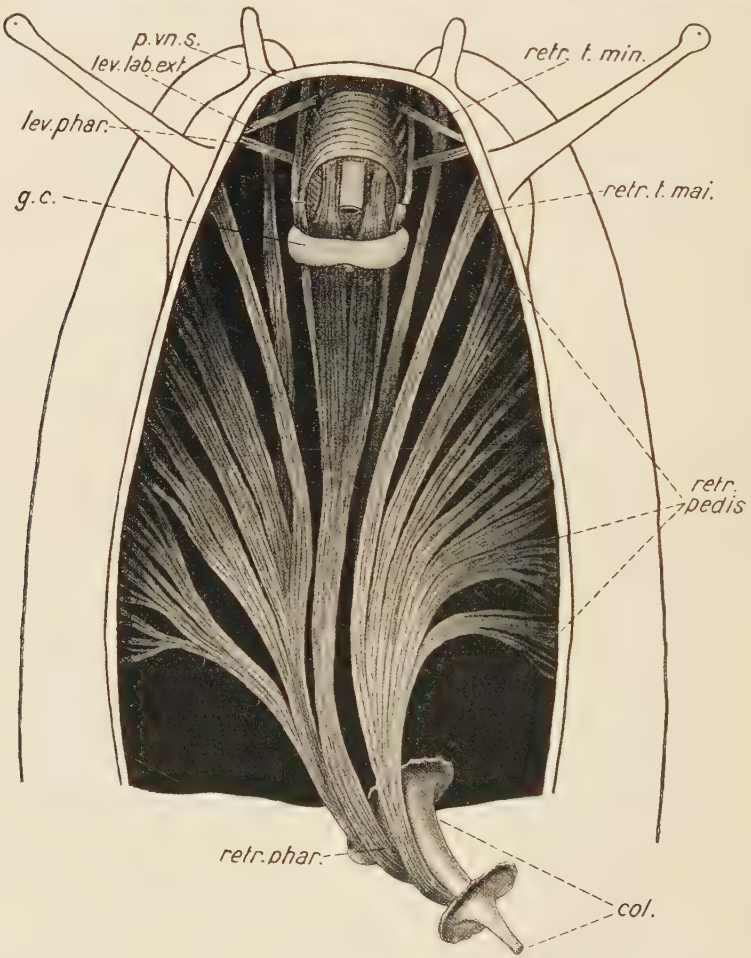

Fig. 19.

M. retractor externus in der Körperhöhle verlaufend, die lateralen Körperwände sind abgeschnitten; Ansicht von der dorsalen Seite.

muskel, auch Retractormuskel genannt. Er verbindet das Tier mit der Schale und dient zum Zurückziehen des gesamten Tierkörpers in

die Schale. Fig. 19 zeigt den Muskel in der Körperhöhle verlaufend, nachdem die Geschlechtsorgane und der Darm entfernt sind, in Fig. 20 ist der Retractor herauspräpariert und auseinandergebreitet.

Von der Spindel oder Columella der Schale löst sich der Columellarmuskel als breites, weißlich glänzendes Band ab, zieht oralwärts und spaltet sich bald nach Verlassen der letzten Columellawindung in zwei ungleiche Arme (Fig. 19 u. 20). Der rechte Retractorarm ist der schwächere, er teilt sich seinerseits wieder in drei Fasermassen, die die beiden rechten Tentakeln und die rechte vordere Fußhälfte versorgen. Zuerst setzt sich ein breites Band (*retr.t.mai.*) von der Rückenlage des Muskels ab, zieht oralwärts, um als Rückziehmuskel für den großen Tentakel zu wirken. In seinem vorderen Teil gestaltet sich dieses Band zu einer Röhre um, in deren Lumen der den großen Tentakel versorgende Nerv eintritt und bis zur Spitze des Tentakels verläuft, um hier das Augenganglion zu bilden. Die röhrenförmige Gestalt mit dem in der Muskelröhre verlaufenden Nerven zeigen die Schnittflächen des M. retractor tentaculi maioris in der Fig. 21 (*retr.t.mai.*), in der die dorsale Körperwand der Schnecke in der Medianlinie aufgeschnitten und zur Seite geschlagen, das frei in der Körperhöhle verlaufende Retractorbündel entfernt ist.

Weiterhin zweigt sich vom großen rechten Retractorarm (Fig. 19 u. 20) medianwärts ein breites Muskelband ab, welches unter dem M. retractor tentaculi maioris oralwärts verläuft, um als M. retractor tentaculi minoris (*retr.t.min.*) den kleinen Tentakel zu versorgen. Auch er bildet sich in seinem vorderen Abschnitt zu einer Muskelröhre um und nimmt gleich dem großen Tentakel den für sich bestimmten Nerven auf. Bevor dieser Retractor in den kleinen Tentakel eintritt, setzen sich von ihm vier feine Muskelbündel ab (Fig. 20, 21: *1*—*4*). Das kräftigste (*1*) verläuft oralwärts zur Medianlinie hin und inseriert in der Nähe des Pharynx an der vorderen Kopfwand. Gleichfalls auf der Innenseite des M. retractor tentac. minoris entspringt an der gleichen Stelle ein langes, sehr zartes Bändchen (Fig. 20: *2*), das caudalwärts verläuft und sich in der Nähe der vordersten Insertionspunkte des noch zu besprechenden Fußretractors im Fuße verliert (Fig. 21). An der Außenseite des Retractor tent. minoris setzen sich die beiden letzten Muskelbündel (*3* u. *4*) ab, die nahe beieinander liegend nach kurzem, oralwärts gerichteten Verlauf an der vorderen Kopfwand inserieren (Fig. 20, 21).

Das nach Abtrennung der Tentakelretractoren vom rechten Retractorarm noch übrig bleibende Muskelbündel zieht oralwärts ver-

laufend und sich vielfach spaltend zum Fuße und verliert sich dort in dem dichten Muskelgewebe (Fig. 19, 20 u. 21: *retr.pedis*.). Die Zerfaserung ist bei den einzelnen Individuen sehr variabel, bald teilt sich der Fußretractor in mehrere breite Bänder, bald findet Spaltung in viele feine Fasern statt. Die Insertionspunkte der einzelnen Fasern ziehen, wie die Fig. 19 und 21 zeigen, in zwei zur Medianlinie parallelen Linien oralwärts bis kurz vor den Pharynx.

Der linke Retractorarm ist wesentlich stärker, da hier außer den Retractoren für die Tentakeln und die linke Fußhälfte noch der Pha-

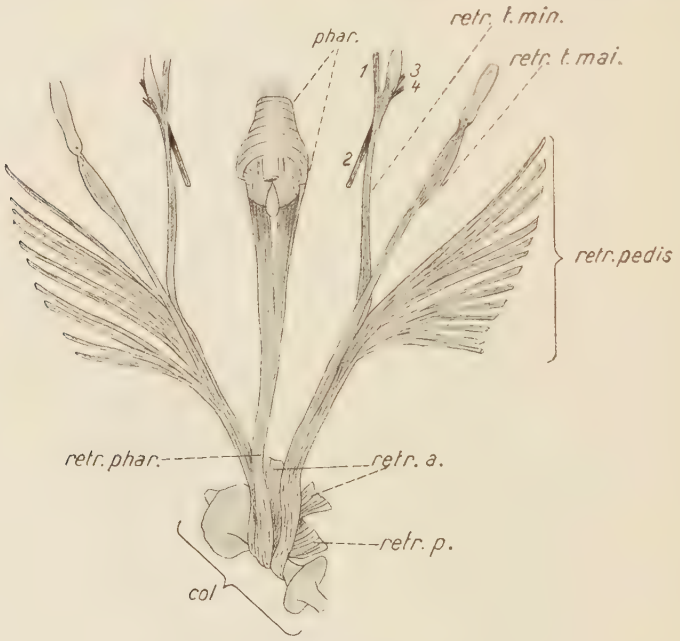

Fig. 20.

M. retractor externus herausgeschnitten und ausgebreitet; etwas schematisiert.

rynxretractor (Fig. 19, 20: *retr.phar.*) hinzukommt. Letzterer trennt sich jedoch frühzeitig vom linken Retractorarm, läuft sich immer mehr der Medianlinie nähernd oralwärts, spaltet sich in seinem vorderen Drittel in zwei breite Bänder, zieht mit dem Oesophagus durch den Schlundring (Fig. 19: *g.c.*) und setzt, wie schon oben erwähnt, an den beiden Knorpelnähten des Pharynx als Pharynxretractor an.

Nach Abzweigung des Pharynxretractors verläuft der linke Retractorarm gleich dem rechten. Der Columellarmuskel ist also bilateral symmetrisch gebaut, nur ist durch die rechtsseitige Drehung des Ein-

geweidesackes die Muskelinsertion an der Spindel aus der Medianlinie nach rechts verschoben (Fig. 19), während der median verlaufende Pharynxretractor sich dem linken Retractorarm auf kürzere Zeit anschließt (Fig. 19 und 20).

Nach Loslösung des frei in der Körperhöhle verlaufenden Retractors von der Spindel zeigen sich aber noch weitere kräftige Muskelfasern, die gleichfalls von der Columella der Schale ausgehen, auch retractorische Funktion haben, jedoch im Gewebe der Körperwände und des Fußes verbleiben. Sie sind also auch als Fasern des Columellarmuskels anzusehen. Da sie sogar starke Lagen im Fuße bilden, möchte ich den soeben beschriebenen außerhalb des Fußes und der Körperwände und frei in der Körperhöhle verlaufenden Retractormuskel als M. retractor externus dem im Fußgewebe befindlichen M. retractor internus, der sich, wie wir sehen werden, in den M. retractor anterior und M. retractor posterior teilt, gegenüberstellen. Fig. 20 deutet schon schematisch die Ansätze des vorderen und hinteren inneren Retractors an (*retr.a.* und *retr.p.*). Im Interesse einer klaren Darstellung ist es allerdings wünschenswert, vor der Beschreibung des M. retractor internus und der übrigen Fußmuskulatur sich der Körperwand zuzuwenden.

C. Körperwand.

Die Muskulatur der Körperwand ist in der Fig. 21 gezeigt. Der Schnecke wurde der Eingeweidesack hinter dem Mantelwulst abgeschnitten, so daß nach dem Aufschneiden der vorderen Körperhöhle durch einen dorsalen Medianschnitt der Mantelrand gleichfalls median durchschnitten war; nachdem die Körperwände nach beiden Seiten ausgebreitet waren, zeigten sich auch die beiden Schnittflächen der Mantelränder (*M.r.*). Der Pharynx wurde nach Abschneiden des Pharynxretractors (*retr. phar.*) und des Oesophagus (*oe.*) vorne herausgeklappt. Seitlich vom Pharynx treten in Fig. 21 die beiden Tentakelretractorpaare (*retr.t.mai.* und *retr.t.min.*) in die hohlen Tentakel ein; in der Nähe des rechten M. retractor tentaculi minoris liegt der Ausführungsgang der Geschlechtsorgane (*g.a.*), zu dem vom Fuß her ein zartes Muskelbündel hinaufsteigt und ungefähr 1 mm von der Körperwand auf der oralen Seite des Ausführungsganges inseriert. Beim Ansetzen des Ausführungsganges an die Körperwand treten sodann noch nach allen Seiten ausstrahlende Muskelfasern auf, die die Mündung sternförmig umgeben.

In der Medianlinie des Fußes zeigt sich die breite Fußdrüse (*F.d.*)

mit der über ihr verlaufenden starken Arteria pedalis oder Arteria recurrens (*a.p.*). Zu beiden Seiten der Fußdrüse sind die abgeschnittenen Bündel des M. retractor pedis zu sehen, die in zwei zur Medianlinie

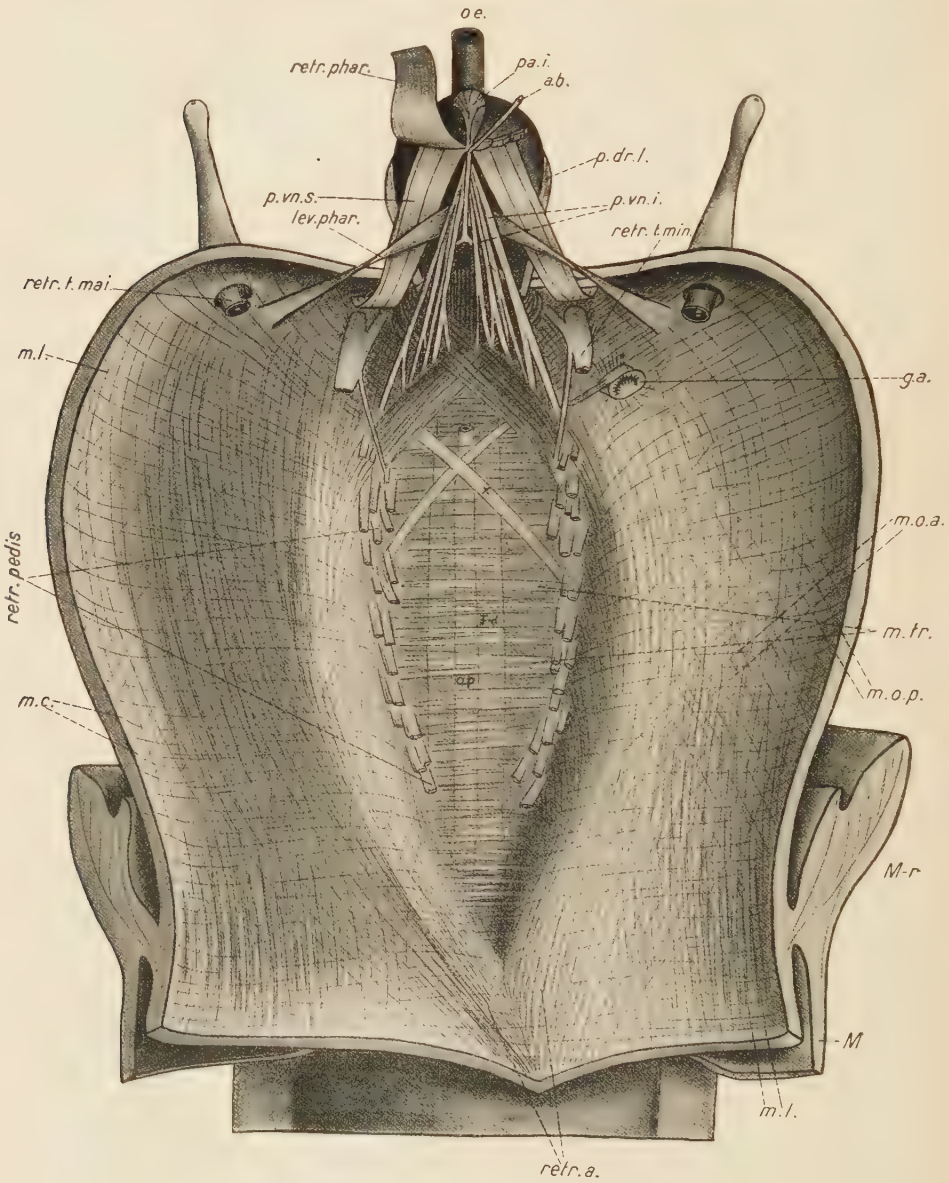

Fig. 21.

Muskulatur der Körperwand. Körper durch Medianschnitt geöffnet, die lateralen Wände der Körperhöhle zur Seite geschlagen, der Pharynx oralwärts herausgeklappt.

symmetrisch liegenden Linien angeordnet sind. Diese beiden Insertionslinien liegen auf der Grenze zwischen Fuß und den seitlich aufsteigenden, in Fig. 21 zur Seite gelegten Körperwänden.

a) Musculi transversales. Die Fußdrüse und die Fußarterie werden von senkrecht zur Körperachse stehenden Muskeln, die ich als M. transversales bezeichnen möchte, überspannt, so daß sowohl über der Arterie als auch zwischen der Arterie und der Fußdrüse diese Muskeln von der seitlichen Körperwand zur seitlichen Körperwand verlaufen (*m.tr.*). Sie sind die einzigen Muskelfasern der Körperwände und des Fußes — zu beiden können sie gerechnet werden —, die sich zu kleineren Bündeln zusammenlegen und für längere Zeit völlig frei dem kompakten Fußgewebe aufliegend verlaufen. Bei den einzelnen Individuen schwankt ihre Stärke, bald sind sie nur als feine Fasern zu sehen, bald legen sich jedoch mehrere Fasern zu breiteren, durch die Formolbehandlung glänzenden Bändchen zusammen. Wahrscheinlich dienen sie, wie auch Simroth (1878) sagt, in erster Linie dazu, die unter ihnen liegende Fußdrüse durch Druck auf den Ausführungsgang zu entleeren, da ihre Kontraktion Verengung des Drüsenvolumens bedingt (Simroth, 1878, S. 186). Caudalwärts steigen die M. transversales in einer von den beiden seitlichen Körperwänden gebildeten tiefen Delle als starke Bündel herauf, setzen sich auch noch im Schwanz fort und können hier wahrscheinlich durch Kontraktion die von der Körperhöhle in den Schwanz eintretende große Blutlacune, die mediane Fußvene, mit schließen und den Blutdruck im Fuße mit regulieren helfen.

b) Musculus retractor anterior. Wie schon oben erwähnt, stelle ich dem frei in der Körperhöhle verlaufenden M. retractor externus die im Fuß und in den Körperwänden liegenden Retractorfasern gegenüber und fasse letztere zum M. retractor internus zusammen. Dieser »innere Retractormuskel« spaltet sich wiederum in zwei Muskelsysteme, von denen das eine als »M. retractor anterior« die vorderen Körperwände und den Fuß versorgt, während das andere als »M. retractor posterior« in den die Verlängerung des Fußes bildenden Schwanz eintritt. Ich darf hier wohl schon auf Fig. 30 verweisen, die schematisch den Verlauf des gesamten Columellarmuskels zeigt.

Der in der Fig. 21 von der Körperhöhle aus gesehene Fuß zeigt sich in Gestalt eines schmalen Schiffchens, dessen stumpfere Spitze zum Pharynx führt, während das spitzere Ende caudalwärts zur Columella zeigt. Die Schalenspindel selbst ist in der Fig. 21 entfernt, doch zeigen sich die von der Spindel ausstrahlenden Muskelfasern des in den

Körperwänden verlaufenden und die vordere Körperhälfte versorgenden M. retractor anterior (*retr.a.*) als regelmäßig nebeneinander angeordnete, oralwärts verlaufende Fasern, die sich oft zu breiteren Muskelbündeln zusammenlegen. Als eine ziemlich starke Muskellage verläßt der »vordere innere Retractormuskel« die Columella, gabelt sich bald in eine rechte und linke Muskelhälfte (*retr.a.*), deren Hauptmuskellagen zu beiden Seiten der Insertionslinien des Fußretractors (*retr.pedis.*) an der Grenze zwischen dem Fuß und den Körperwänden im übrigen Muskelgewebe oralwärts verlaufen. Am oralen Ende der beiden Insertionslinien des Fußretractors konvergieren die beiden Muskellagen des M. retractor anterior so stark, daß sie sich unter dem Pharynx schneiden, wobei die Fasern der rechtseitigen Lage meist über der linken Lage verlaufen. Nach dem Kreuzen verlieren sich die einzelnen Fasern im vorderen Fußgewebe unter den dort inserierenden, kleinen Protractores anteriores des Pharynx. Bevor das Kreuzen der beiden Stränge des M. retractor anterior zustande kommt, treten bei einzelnen Tieren schon zwei kleine Muskelbänder aus den Strängen heraus, schneiden sich ihrerseits auch über der Fußdrüse und dringen in den Fuß ein (Fig. 21: ×).

Während ihres Verlaufes zu beiden Seiten der Insertionslinien des Fußretractors senden die beiden Hauptlagen des M. retractor anterior zur Fußdrüse hin immerzu Fasern ab, die sich im dichten Muskelgeflecht des Fußes zwischen den Bündeln des M. retractor pedis verlieren. Jedoch auch außerhalb der beiden starken Muskellagen des M. retractor anterior verlaufen Muskelfasern dieses Retractors. Schon bei seinem Eintritt in die vordere Körperhälfte strahlen Retractorfasern in die seitlichen Körperwände aus und verlaufen, wiederum zu breiteren Muskelbündeln vereinigt und bald die Längsrichtung des Körpers einnehmend in den Seitenwänden und der Rückendecke der Körperhöhle zum Kopfe, wo sie in der Nähe der Tentakeln in der Kopfwand sich verlieren.

c) Musculi longitudinales. Mit den Fasern des M. retractor anterior haben ähnlichen Verlauf feine Muskelfasern, die gleichfalls oralwärts in den Körperwänden verlaufen. Sie gehen nicht, wie der Columellarmuskel, von der Schalenspindel ab, sondern halten in ihrem ganzen Verlauf stets die Längsrichtung des Körpers ein. So kommt es, daß sie in der Nähe der Ausstrahlung der Retractorfasern von der Columella sich mit diesen unter einem spitzen Winkel schneiden; erst wenn die Retractorfasern auch die Längsrichtung des Körpers erreicht haben, verlaufen die beiden Systeme zusammen und sind nicht mehr von-

einander zu unterscheiden. Bevor diese Muskelfasern sich mit den Retractorfasern kreuzen, legen sie sich unter dem Mantelwulst zu stärkeren Bündeln zusammen und lockern sich etwas von der Körperwand ab. — Nach ihrem Verlauf in der Längsrichtung des Tieres will ich sie als M. longitudinales bezeichnen (*m.l.* in Fig. 21).

d) Musculi circulares. Als drittes Muskelsystem kommen Muskelfasern in Betracht, die zu den beiden letzten Systemen fast senkrecht stehen. Sie verlaufen transversal in den beiden seitlichen Körperwänden und in der dorsalen Wand, finden jedoch nicht, wie wohl anzunehmen wäre, in den schon oben besprochenen, die Fußdrüse überspannenden Transversalmuskeln ihre Fortsetzung, sondern dringen nach Durchquerung der Stränge des M. retractor anterior noch vor den Insertionslinien des M. retractor pedis in den Fuß ein. Da sie die Körperhöhle lateral und dorsal umspannen und einen nur nach der ventralen Seite nicht geschlossenen Kreis bilden, möchte ich sie als M. circulares bezeichnen (*m.c.*).

e) Musculi obliqui. Außer diesen längs und quer verlaufenden Muskelsystemen treten in den Körperwänden aber noch zwei Arten diagonal gerichteter Fasern auf, die sich mit den Längsfasern unter einem Winkel von 45° schneiden und selbst aufeinander senkrecht stehen. Sie sind sehr zart und fein und nur an einigen Stellen zu sehen, deutlicher zeigen sie sich, wenn man an erstickten, einige Tage lang macerierten Schnecken mit einer feinen Pinzette die Epithelschicht mit den äußeren Muskellagen der seitlichen Körperwände vom Schwanz her abzieht. Da die von der caudal-ventralen Seite des Tieres schräg nach vorne unter einem Winkel von etwa 45° ansteigenden Muskeln, die in Fig. 21 z. B. in der rechtseitigen Körperwand von links-unten nach rechts-oben ziehen, in der vorderen Körperpartie von *Helix pomatia* überwiegen, bezeichne ich sie als M. obliqui anteriores (*m.o.a.*) im Gegensatz zu den anderen, zu ihnen senkrecht stehenden M. obliqui posteriores (*m.o.p.*), die im hinteren Fußabschnitt vorherrschen und in den Körperwänden von der oral-ventralen Seite zum Schwanz hin dorsalwärts ansteigen, in der rechten Körperwand der Fig. 21 also von links-oben nach rechts-unten verlaufen. Beide Diagonalrichtungen sind wegen der außerordentlichen Feinheit und des spärlichen Auftretens ihrer Fasern sehr schwer in den Körperwänden zu verfolgen.

Alle Systeme der Körperwände lassen ihre Muskelfasern sich miteinander eng verflechten, so daß voneinander gesonderte Lagen einzelner Muskelsysteme, die eventuell durch Präparation voneinander zu trennen wären, nicht bestehen. Höchstens läßt sich von den stärkeren

Systemen nach Mikrotomschnitten angeben, daß die M. circulares die äußeren Partien, die M. longitudinales, besonders aber der M. retractor anterior die inneren Partien der Körperwandungen bevorzugen.

D. Fuß.

Durch stärkere Ausbildung der Bauchseite entsteht bei unsern Schnecken ein unpaares, bauchständiges Locomotionsorgan, das als Fuß bezeichnet wird. Bei *Helix pomatia* setzt sich der Fuß durch je eine tiefe Einbuchtung auf beiden Seiten des Tieres von den Körperwänden ab, so daß die Ränder der auf der Unterseite des Fußes ausgebildeten breiten Kriechsohle leistenartig zu beiden Seiten vorspringen. Eine Verlängerung des Fußes bildet der sogenannte Schwanz, der als massiver Keil die Kriechsohle caudalwärts auf seiner Ventralseite noch fortsetzt. Unter dem einschichtigen Epithel befindet sich eine starke Lederhaut, die aus lockerem Bindegewebe mit zahlreich eingestreuten Kalk- und Schleimdrüsen besteht. Das gesamte Innere des Fußes wird in erster Linie von Muskulatur ausgefüllt, die sich außer den Retractorfasern nie in größeren Lagen oder stärkeren Bündeln zusammenlegt, vielmehr stets als einzelne Fasern in allen möglichen Richtungen den Fuß durchkreuzt und so ein enges, schwammartiges Gewebe darstellt, das auf den ersten Blick ohne jede regelmäßige Anordnung der Fasern aufgebaut zu sein scheint. Das Fußgewebe ist derart dicht und filzig, daß Untersuchungen auf makroskopischem Wege nicht zum Ziel führten, die einzelnen Fasern sind wiederum so zart und in ihrem Verlauf so mannigfaltig, daß auch mit Mikrotomschnitten nichts zu erreichen war. Es war erst möglich, Klarheit über den Verlauf der einzelnen Systeme zu erhalten, als dickere, mit dem Rasiermesser in vielen Ebenen geführte Schnitte durch den Fuß angefertigt wurden und durch die in dem Abschnitt über Methoden erwähnte Formolbehandlung einzelne Muskelfasern der Muskelsysteme deutlich hervortreten konnten. Zwar treten nur die in der Schnittfläche verlaufenden oder gerade günstig angeschnittenen stärkeren Muskelfasern durch ihr glänzendes Aussehen hervor, und in jedem einzelnen Schnitt zeigen sich auch nicht alle wirklich in der Schnittebene verlaufenden Systeme, wie ich sie zum Beispiel in den Schnittbildern der Fig. 25—28 idealisiert und etwas schematisiert angeben werde; die Bearbeitung des Fußes war und blieb daher noch ziemlich schwierig und es mußten stets die Rasiermesser- und Mikrotomschnitte miteinander verglichen und kombiniert werden.

1. Fußmuskulatur gezeigt an Schemata.

Die Hauptrichtungen der durch Formolbehandlung gefundenen Muskelfasern habe ich in neun Systeme aufgeteilt, die wegen ihrer mannigfachen Lagen im Fuße am besten an Schemata gezeigt werden können. Da die Körperwände eng mit dem Fuß verbunden sind, alle Muskelfasern derselben in das dichte Fußgewebe eindringen, müssen natürlich bei Besprechung des Fußes die Körperwände noch einmal in Betracht gezogen werden, um den weiteren Lauf der in den Körperwänden gefundenen Muskelsysteme im Fuße zu zeigen.

Die Schemata (Fig. 22, 23 und 24) sind so gezeichnet, daß in der Mitte der drei oberen Zeichnungen ein Frontalschnitt, der einige Millimeter über der Fußsohle gelegt ist, sich befindet, zu beiden Seiten von ihm ist je ein Transversalschnitt. Der links liegende Transversalschnitt ist als durch den vorderen Tierkörper geführt gedacht, wo die Körperhöhle sich noch vorfindet; die Körperhöhlenwände sind also auch gezeichnet. Rechts vom Frontalschnitt ist ein Transversalschnitt durch den Schwanz schematisch angegeben. Das unter dem Frontalschnitt befindliche Schema stellt einen sagittalen Längsschnitt durch den Fuß dar, der fast in der Medianlinie verläuft. Im vorderen Transversalschnitt ist unter der Körperhöhle die quergeschnittene Fußdrüse schematisch angegeben, die als ein langer, von vielen Drüsen allseitig umgebener, schlauchartiger Ausführungsgang in der Medianlinie durch den ganzen Fuß verläuft und einerseits, wie wir schon sahen, unter dem Munde, andrerseits im Schwanz endet. — Der Sagittalschnitt zeigt in der Mitte der dorsalen Seite die Stelle des abgeschnittenen, beim lebenden Tier in der Schale befindlichen Eingeweidesacks (Fig. 22a: *E.s.*), links von der Schnittfläche ist ein Stück des vorderen Fußes, rechts von ihr der Schwanz im Längsschnitt schematisch gezeichnet.

Alle Muskelsysteme sind als auf diese drei Ebenen projizierte Linien dargestellt, ihr wirklicher Verlauf ergibt sich also erst durch Kombination der in den drei Ebenen angegebenen Richtungen.

Bei der Aufzählung der Muskelsysteme habe ich mich von ihrer Stärke leiten lassen, so daß diejenigen mit zahlreichen Fasern zuerst, die weniger stark auffallenden Faserrichtungen zuletzt angegeben sind.

a) Musculi transversales. Unter den stärksten und daher auch wichtigsten Systemen sind die Transversalmuskeln zu nennen (Fig. 22a). Sie bilden die ersten direkt über dem Epithel der Fußsohle verlaufenden Muskeln, sind überall im Fuß wenn auch nicht mehr so dicht wie über der Fußsohle vorhanden und treten erst wieder über der

Fußdrüse zahlreicher auf und schließen sich hier meist, wie wir ja schon bei der Besprechung der Körperwand gesehen haben, zu stärkeren Bündeln zusammen, um wahrscheinlich das Entleeren des schlauchartigen Fußdrüsenausführungsganges zu beschleunigen (Fig. 21: *m.tr.*).

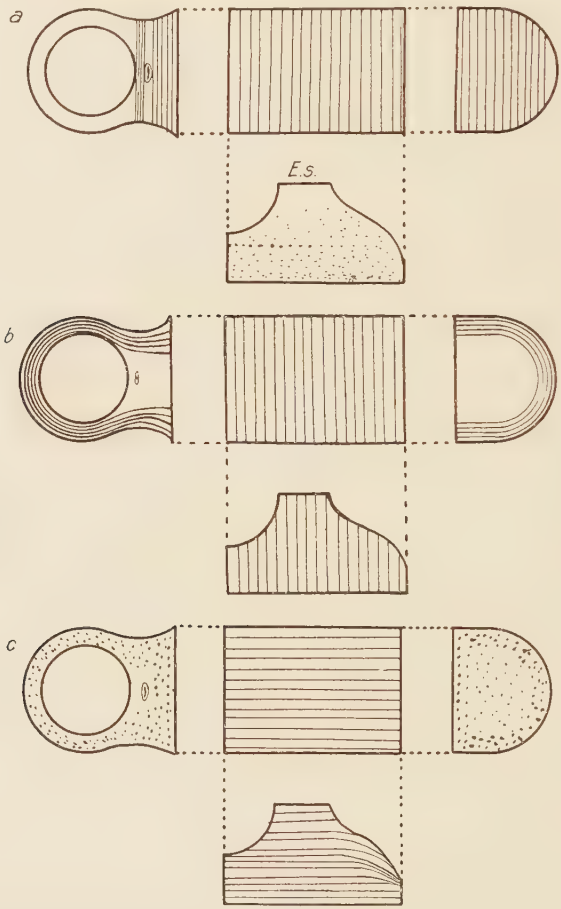

Fig. 22 *a—c*.

Muskelsysteme im Fuße und in der Körperwand von *Helix pomatia*. Der Verlauf der Fasern auf die drei Ebenen des Raumes (2 Transversalschnitte, 1 Frontal- und 1 Medianschnitt) projiziert und schematisch dargestellt. a) M. transversales; b) M. circulares; c) M. longitudinales.

Sie verlaufen stets in der Transversalebene parallel zur Fußsohle, in der Frontal- und Transversalebene sind sie daher längs, im sagittalen Longitudinalschnitt quer getroffen.

b) Musculi circulares. Als zweites System möchte ich die M. circulares anführen (Fig. 22b), stärkere und dichter beieinander

liegende Muskelfasern, die halbkreisförmig die Körperhöhle umlaufen. Ich zeigte sie schon bei Besprechung der Körperwände, wo sie sich zur Körperhöhle hin zu kleineren Bündeln zusammenlegen (Fig. 21: *m.c.*). Aus den Körperwänden dringen sie in den Fuß ein, divergieren etwas und inserieren an der Fußsohle (Fig. 22b). Auch im massiven Schwanz treten Fasern ähnlicher Richtung auf, trotzdem dort keine Körperhöhle zu umspannen ist, die allerdings dort sehr spärlich und nahe der Lederhaut verlaufen. Es ist, wie ich schon bei den Körperwänden anführte, bei den M. circulares wichtig, daß sie in erster Linie die äußeren, zum Epithel gelegenen Muskellagen in den Körperwänden bilden. Ihr halbkreisförmiger Verlauf ist nur in den Transversalschnitten zu sehen. Der Transversalschnitt durch den Schwanz ist direkt hinter dem Ansatz des Eingeweidesacks am Fuß gedacht, wo die musculi circulares noch in größerer Anzahl auftreten; ihre Projektionen auf die Frontal-und Longitudinalebene zeigen sich nur als Linien. Muskelfasern von gleichem Verlauf werden wir in der Wand des Eingeweidesacks wiederfinden.

c) Musculi longitudinales. An dritter Stelle müssen die M. longitudinales genannt werden. Sie verlaufen in der Längsrichtung des Körpers, verflechten sich mit den beiden ersten Systemen, ziehen aber nicht so sehr die äußeren Randpartien der Körperwände und des Fußes vor, sondern verlaufen mehr im Innern der Gewebe. Bei den eng verflochtenen Körperwänden fällt dieser Unterschied weniger auf, an der Fußsohle zeigen jedoch Frontalserienschnitte deutlich, daß über dem Sohlenepithel zuerst eine Lage von Transversalmuskeln verläuft, über die sich dann eine starke Lage von M. longitudinales legt. Mit der Verjüngung des Schwanzes nähern sich auch die Längsfasern einander und verlassen so etwas die strenge Längsrichtung. Auch sie finden in der Muskulatur des Eingeweidesacks ihre Fortsetzung. Im Schema der Fig. 22c sind sie im Frontal- und sagittalen Longitudinalschnitt längs, in den Transversalschnitten quer getroffen. In Fig. 21 wurden sie schon in der Muskulatur der Körperwände gezeigt (Fig. 21: *m.l.*).

d) Musculus retractor. Das stärkste und für unsere beschalten Schnecken wichtigste Muskelsystem im Fuß macht der Columellar- oder Retractormuskel aus, dessen im Fuß verlaufende Fasern und Bündel Fig. 23a wiederum schematisch auf die drei Ebenen projiziert zeigt. Nach dem Verlauf der einzelnen Fasergruppen teile ich den Columellarmuskel, wie schon oben erwähnt (s. S. 527), ein in den M. retractor externus und den M. retractor internus (*retr.i.*). Letzterer

versorgt als M. retractor anterior (*retr.a.*) die vordere Fußhälfte, als M. retractor posterior (*retr.p.*) die hintere Fußhälfte, den Schwanz.

α) Musculus retractor externus. Vom frei in der Körperhöhle verlaufenden M. retractor externus verfolgten wir die Bündel des M. retractor pedis in den Fig. 19 und 21 bis zum Eintritt in den Fuß, der weitere Verlauf dieser Bündel ist makroskopisch durch Präparation nicht zu verfolgen, da die kleinen Muskelbündel sich sofort nach ihrem Eintritt in das filzige Gewebe des Fußes in zarte Fasern auflösen und sich im dichten Maschenwerk sofort verlieren. Die Mikrotomschnitte geben in dem großen Durcheinander von angeschnittenen, in allen Richtungen verlaufenden Muskelfasern gleichfalls keine Auskunft über den Verbleib dieser zarten Muskelfasern im Fuß. Allein die stärkeren mit dem Rasiermesser geschnittenen und mit Formol behandelten Schnitte zeigen, daß die Bündel des M. retractor pedis sich in viele zarte Fasern aufteilen, die, wie es im vorderen Querschnitt der Fig. 23a (*retr.pedis*) schematisch dargestellt ist, ihrerseits divergierend lateralventralwärts hinabsteigen und an den Seitenwänden des Fußes über den Fußkanten inserieren. Sie verlaufen jedoch nicht in der Transversalebene, sondern halten einen etwas oralwärts gerichteten Verlauf bei, wie es der Frontal- und der Longitudinalschnitt zeigen (Fig. 23a: *retr.pedis*).

β) Musculus retractor anterior. Der im Verbande mit den Körperwänden und dem Fuße verbleibende Arm des Columellarmuskels, der M. retractor internus, zeigt sich im Frontal- und Medianschnitt der Fig. 23a als eine durch Abschneiden des Eingeweidesacks gleichfalls durchschnittene starke Muskellage (*retr.i.*), die sich beim Eintritt in den Fuß sofort in den M. retractor anterior (*retr.a.*) und den M. retractor posterior (*retr.p.*) spaltet. Der vordere Retractorarm verläuft, wie es schon die Körperwände zeigten, an der Grenze zwischen dem Fuß und den seitlichen Körperwänden in zwei zur Medianlinie symmetrisch liegenden Muskellagen. In die Körperwände und in den Fuß strahlen (Fig. 21) von diesen Lagen Muskelbündel aus; die in den Körperwänden verlaufenden nahmen bald die Längsrichtung des Tieres an, sind also im vorderen Transversalschnitt der Fig. 23a fast quer getroffen. Die medianwärts zur Fußdrüse hin abgegebenen Fasern verloren sich in Fig. 21 im Fußgewebe, der vordere Querschnitt in der Fig. 23a zeigt, wie sie im Fuße als feine Fasern ventralwärts divergierend ausstrahlen und an der Fußsohle ansetzen. Sie verlaufen nicht direkt im Transversalschnitt, sondern haben, wie der Sagittalschnitt zeigt, ihren oralwärts gerichteten Verlauf zum Teil noch beibehalten.

Die innersten Fasern nähern sich derart, daß sie sich in der Medianlinie unter der Fußdrüse schneiden. Außerdem gehen von den beiden Muskellagen noch lateralwärts Fasern zu den Fußkanten hin, die noch an der Fußsohle inserieren.

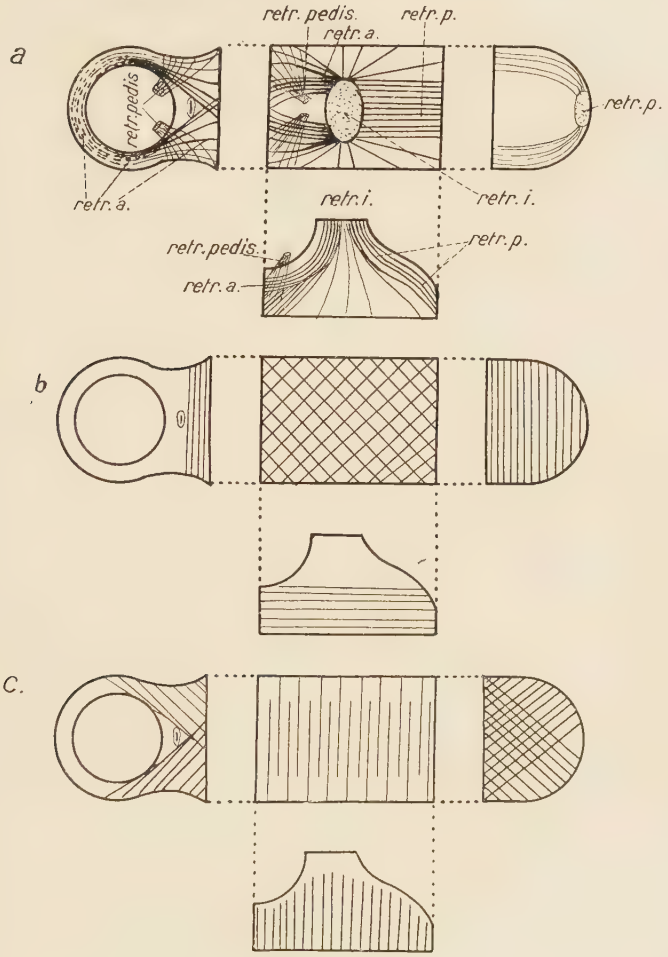

Fig. 23 *a*—*c*.

Muskelsysteme im Fuße und in der Körperwand von *Helix pomatia*. Darstellung wie in Fig. 22. a) M. retractor; b) M. diagonales frontales; c) M. diagonales transversales.

γ) Musculus retractor posterior. Das die hintere Fußhälfte und den Schwanz versorgende Retractorbündel zieht als M. retractor posterior vom M. retractor interior (Fig. 23 a: Frontal- und Longitudinalschnitt: *retr.p.*) caudalwärts und bildet eine starke Rückenlage an der

dorsalen Wand des Schwanzes. Je mehr diese Lage sich dem Schwanzende nähert, um so mehr fasert sie sich aus und verläuft fächerförmig zu beiden Seiten caudal-ventralwärts zu den Fußkanten hinab, wo ihre Fasern an der Fußsohle inserieren. In Fig. 23a ist der Transversalschnitt durch den Schwanz direkt hinter dem Eintritt des M. retractor posterior geführt, in der Rückenlage des Schwanzes sei schematisch der hier noch in einer festen Muskellage verlaufende hintere Retractormuskel angedeutet, aus dem seitlich Fasern zur Fußsohle ausstrahlen. Der Frontal- und der Longitudinalschnitt in Fig. 23a zeigen, daß noch weitere zu den Fußkanten hin verlaufende Fasern vom M. retractor internus abgehen, sie lassen sich sowohl dem vorderen als auch dem hinteren Retractorarm zuweisen und bilden den Übergang von den Fasern des hinteren Retractors zu den gleichfalls nahe bei den Fußkanten an der Sohle inserierenden Muskelfasern des M. retractor anterior.

Die im Fuß verlaufenden Retractorfasern zeigen sich also in mehreren, verhältnismäßig starken Muskellagen, die schon durch ihre Stärke Anspruch erheben können, als gleichwertige Muskelarme dem M. retractor externus gegenübergestellt zu werden. Doch auch die Physiologie gibt ihnen das Recht auf diesen Platz, da der M. retractor externus nur den Kopf und zum Teil die vordere Fußhälfte versorgt und für Pharynx- und Tentakelbewegung natürlich sehr wichtig ist; aber für das Einziehen des gesamten Tieres in die Schale durchaus nicht ausreichen kann. Zum völligen Zurückziehen des Tieres ist der M. retractor internus unbedingt wichtig, da er allein den ganzen Fuß vom Kopf bis zur Schwanzspitze beherrscht.

e) Musculi diagonales frontales. Als fünftes System von Muskelfasern im *Helix*fuß seien hier die M. diagonales frontales genannt (Fig. 23b). Sie verlaufen, wie ihr Name schon sagt, in der Frontalebene, sind jedoch nicht transversal, sondern diagonal gerichtet, stehen aufeinander senkrecht und bilden mit der Transversalebene ungefähr einen Winkel von 45°. Sie kommen nur im Fuß, nicht in den Körperwänden vor, sind in der vorderen Fußhälfte bis zur Fußdrüse hinauf, im Schwanz fast in allen Frontalebenen zu finden. Sie sind feine und spärlicher als die vorigen Muskelsysteme auftretende Fasern, die sich nie zu Lagen oder Schichten zusammenlegen. Nur im Frontalschnitt der Fig. 23b schneiden sie sich, ihre Projektionen auf die Transversal- und Longitudinalebene ergeben nur in einer Richtung verlaufende gerade Linien.

f) Musculi diagonales transversales. Zum nächsten System schließen sich wiederum diagonal verlaufende Muskelfasern zusammen,

die aber nicht in der Frontal-, sondern in der Transversalebene liegen. Sie verlaufen, wie die Transversalschnitte der Fig. 23c zeigen, im ganzen Fuß von der Sohle schräg nach außen und oben und schneiden sich im vorderen Fußabschnitt unter der Fußdrüse. Es sind sehr zarte Muskelfasern, die sich gleichfalls niemals zu Muskellagen vereinigen.

g) Musculi dorsoventrales. Noch viel feiner sind die M. dorsoventrales, die von der Sohle zur dorsalen Wand des Fußes verlaufen (Fig. 24a). Sie stehen oft sehr dicht besonders über dem Sohlenepithel beieinander und sind auf dünnen Längsschnitten durch den ganzen Fuß und auf Querschnitten durch den Schwanz gut zu sehen. In der vorderen Körperhälfte sind sie sehr schwer in ihrem Verlauf zu verfolgen, da sie mit den M. circulares und sehr vielen Fasern des »inneren Retractors« gleiche Richtung haben und sich in ihnen verlieren. Sie sind in der Fig. 24a auf den Transversalschnitten und dem Längsschnitt längs, auf dem Frontalschnitt quer getroffen.

h) Musculi obliqui. Zum Schluß kommen noch zwei Muskelsysteme in Betracht, die aus stärkeren, meist aber in geringer Anzahl auftretenden Muskelfasern bestehen (Fig. 24b und c). Da die Fasern auch zugleich in den Körperwänden verlaufen, wurden sie schon bei Besprechung derselben erwähnt. Es sind dieses die M. obliqui anteriores und posteriores. (Fig. 21: *m.o.a.* und *m.o.p.*). Da sie mit den gleichfalls meist schräg verlaufenden Retractorbündeln oft gemeinsame Richtung haben, ist ihr genauer Verlauf sehr schwer festzustellen. Nach den Rasiermesserschnitten und nach makroskopischen Präparationen verlaufen die »vorderen Schrägfasern« (Fig. 24b) von den Sohlenkanten oral- und dorsalwärts und setzen an der Rückenwand an, die M. obliqui posteriores haben den entgegengesetzten Verlauf von den Fußkanten caudal- und dorsalwärts. Bei beiden Systemen kreuzen sich die einzelnen Fasern in der Rückendecke und verlaufen meist in den äußeren Muskellagen der Körperwände, so daß sie beim Abziehen dieser äußeren Lagen an lange macerierten Tieren zu sehen sind. Die caudalwärts ansteigenden Fasern der M. obliqui posteriores haben in der vorderen Fußhälfte mit vielen Fasern des M. retractor anterior gleiche, im Schwanze mit den Fasern des »hinteren« Retractors entgegengesetzte Richtung; umgekehrt verhält es sich mit den M. obliqui anteriores. So kommt es, daß immer die zu den starken Retractorfasern senkrecht stehenden Schrägfasern gut zu sehen sind, daß aber die Schrägfasern, die gleichen Verlauf mit den Retractorfasern haben, in letzteren verschwinden. Es zeigen sich also die oralwärts aufsteigenden Fasern in der vorderen Fußhälfte gut, während die caudalwärts

ansteigenden Fasern im Schwanze hervortreten; ich habe sie daher als »anteriores« und »posteriores« unterscheiden können.

Vielleicht lassen sich diese beiden Muskelsysteme mit den M. diagonales horizontales zusammen auf ein einziges System zurückführen,

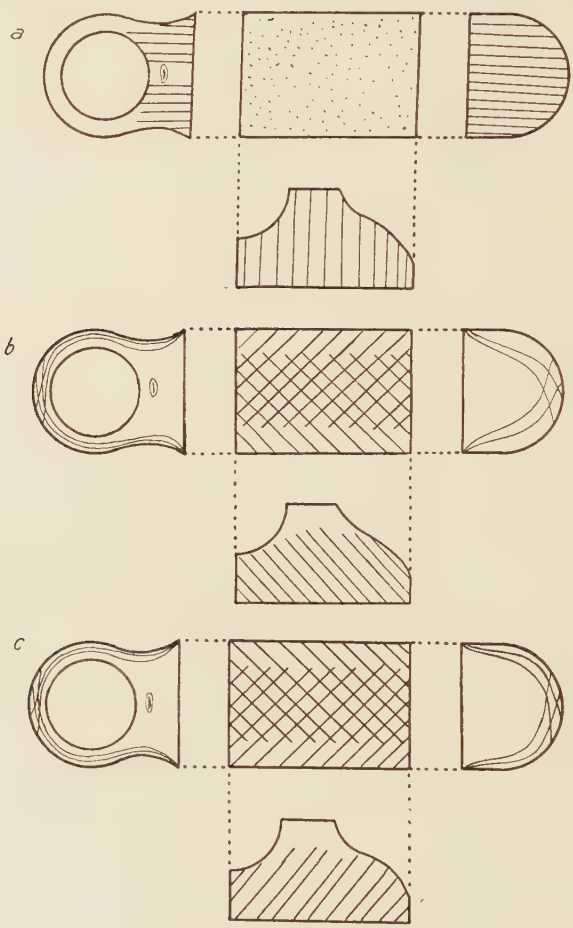

Fig. 24*a—c*.

Muskelsysteme im Fuße und in der Körperwand von *Helix pomatia*. Darstellung wie in Fig. 22. a) M. dorsoventrales; b) M. obliqui anteriores; c) M. obliqui posteriores.

das den spiralig um die Körperhöhle verlaufenden Systemen ähnlich ist, welches Kalide (1889) bei den *Pteropoden* und *Heteropoden* beschreibt. Durch Ausbildung des breiten, fleischigen Fußes würde dann bei *Helix* das System in seinem spiraligen Verlaufe unterbrochen sein, indem die in den Körperwänden verlaufenden Schrägfasern an der

Sohle, die im Fuß befindlichen Diagonalfasern an den Seitenwänden des Fußes Insertionspunkte gefunden hätten.

Bei den in den Fig. 22—24 gegebenen Schemata habe ich alle Muskelsysteme als gleichstarke Linien eingezeichnet, da die Stärke und das jeweilige Auftreten einzelner Fasern in diesem oder jenem System nicht berücksichtigt werden können, ohne die Klarheit der Schemata zu beeinträchtigen; die in den drei Ebenen gezeichneten Linien geben also in erster Linie nur die Hauptrichtungen der im Fuße sich kreuzenden Muskelsysteme an.

2. Fußmuskulatur gezeigt an Schnitten.

a) Transversalschnitt durch die vordere Körperhälfte: Um für die in den Schemata der Figuren 22, 23 und 24 angeführten Muskelsysteme einen realen Untergrund zu haben, wollen wir noch

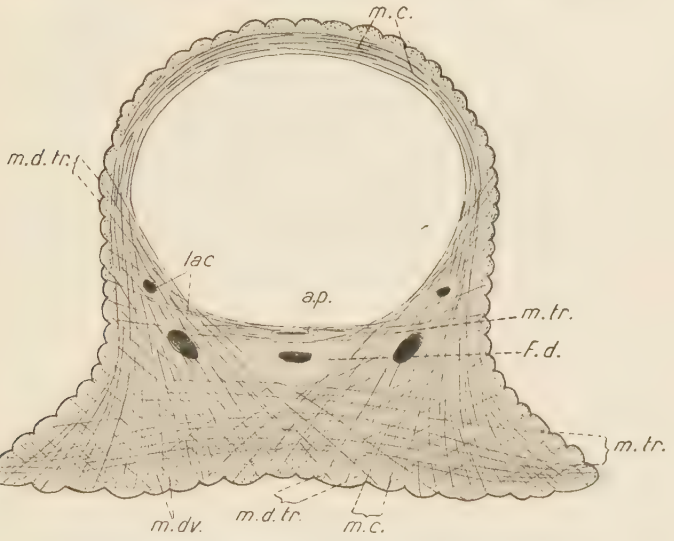

Fig. 25.

Transversalschnitt durch die vordere Körperhälfte von *Helix pomatia*. (Rasiermesserschnitt.)

einige Rasiermesserschnitte betrachten, auf denen die größeren dieser Muskelsysteme zu sehen sind. Fig. 25 stellt einen Transversalschnitt durch die vordere Körperhälfte einer *Helix pomatia* dar. Das Bild ist etwas idealisiert, indem mehrere aufeinanderfolgende Schnitte zur Zeichnung kombiniert wurden, die Fasern also weiter in ihrem Verlauf zu sehen sind, als sie in Wirklichkeit ein einziger Schnitt zeigt. In der Mitte des Schnittes ist als hellere Masse die Fußdrüse (*F.d.*) zu sehen,

über der Drüse ist die Arteria pedalis (*a.p.*) quergetroffen. Zu beiden Seiten der Fußdrüse liegen je zwei große Blutlacunen (*lac.*), von denen das größere Paar als »laterale Fußvenenstämme« den ganzen Fuß bis in den Schwanz hinein durchläuft. Der Fuß und die Körperwände werden von der ziemlich dicken, bindegewebigen Lederhaut nach außen hin abgeschlossen, das Innere zeigt sich von vielen Muskelfasern durchzogen.

In der Transversalebene verlaufen als starke Muskellage die M. circulares (*m.c.* auf Fig. 25, 21 und 22b), die die Körperhöhle umschließen, in den Fuß an beiden Seiten ausstrahlen und an der Sohle inserieren. Dieselbe Faserrichtung, die die innersten, der Fußdrüse zunächst liegenden Fasern der M. circulares haben, besitzen auch die M. diagonales

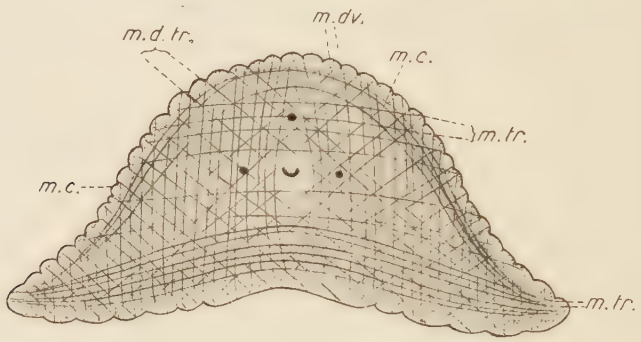

Fig. 26.

Transversalschnitt durch den Schwanz von *Helix pomatia*. (Rasiermesserschnitt.) Die Zeichnung ist insoweit schematisiert, als die Muskelfasern in ihrem ganzen Verlauf gezeichnet sind.

transversales (*m.d.tr.* auf Fig. 25 und 23c), die an der Sohle inserieren, jedoch nicht die Körperhöhle umschließen, sondern an den Seitenwänden ansetzen. Sie setzen sich, immer den gleichen Winkel mit der Fußsohle bildend, bis in die Fußkanten fort. Als drittes System sind die M. transversales (*m.tr.* auf Fig. 25, 22a und 21) zu sehen, deren Fasern über der Fußsohle dichter liegen und sich zwischen der Fußdrüse und der Arterie und über der Arterie zu kleineren Bündeln zusammenlegen. Sie durchqueren, der Fußsohle parallel verlaufend, den Fuß und inserieren an den beiden seitlichen Körperwänden. Zwischen den in denFuß ausstrahlenden Fasern der M. circulares befinden sich die zarten, sich bald in ihnen verlierenden M. dorsoventrales (*m.dv.* auf Fig. 25 und 24a), die jedoch besser im folgenden Schnitt, einem Transversalschnitt durch den Schwanz, zu sehen sind.

b) Transversalschnitt durch den Schwanz (Fig. 26). Wieder

liegt in der Mitte des Schnittes die Fußdrüse seitlich von den zwei »lateralen Fußvenenästen« umgeben, zu denen sich hier noch die dorsal im Schwanz verlaufende »mediane Fußvene« zugesellt hat. Die Bezeichnungen der Venenäste sind von G. Schmidt (1915). Die Zeichnung ist insoweit schematisiert, daß die Fasern in ihrem ganzen Verlauf ausgezogen und die zarten Dorsoventralfasern stärker eingezeichnet sind.

Die Muskelsysteme sind die gleichen wie im Transversalschnitt durch die vordere Körperhälfte, nur ist hier durch das Fehlen der Körperhöhle der Verlauf der Systeme vereinfacht und klarer. Die M. circulares treten im Schwanz sehr spärlich auf und inserieren an den Fußkanten

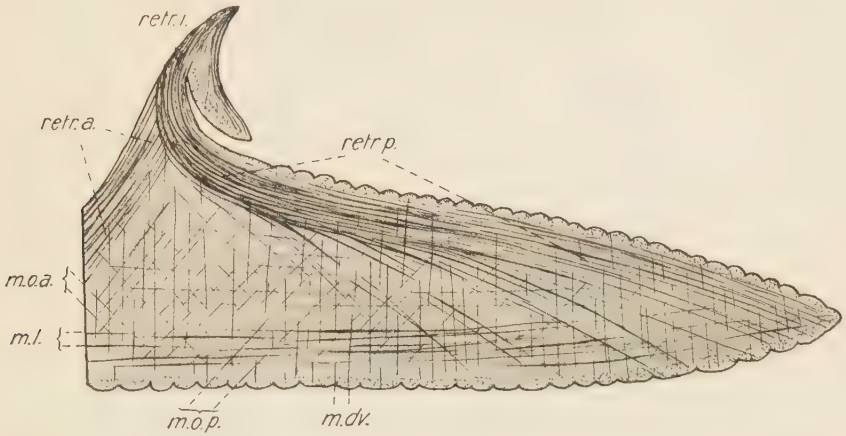

Fig. 27.

Fast median verlaufender Sagittalschnitt durch den Fuß von *Helix pomatia*. (Rasiermesserschnitt.)

(*m.c.*), gut zu sehen sind die im ganzen Schwanz auftretenden M. transversales (*m.tr.*) und M. diagonales transversales (*m.d.tr.*), deutlicher als in Fig. 25 zeigen sich die M. dorsoventrales (*m.dv.*), die ebenso schön auch im folgenden Schnitt, einem Medianschnitt, sich abheben.

c) Sagittalschnitt. In Fig. 27 ist ein nahe der Medianlinie geführter Längsschnitt durch den größeren Teil des Fußes wiedergegeben. Der M. retractor internus (*retr. i.* auf Fig. 23a) tritt als starkes Bündel dorsal in den Fuß ein und schickt oralwärts den M. retractor anterior (*retr.a.*), caudalwärts den M. retractor posterior (*retr.p.*), der die starke dorsale Muskellage des Schwanzes bildet, zur Schwanzspitze allmählich ausfasert und immerzu Fasern zur Sohle abbiegen läßt. In die Querschnittsbilder der Fig. 25 u. 26 wurde das Retractorsystem, das hier im Längsschnitt sich deutlich zeigt, nicht eingezeichnet, da

seine Fasern fast stets quer angeschnitten und wegen ihrer Zartheit daher nur sehr schwer zu erkennen sind. Über der Sohle in Fig. 27 sieht man ferner noch eine Lage von stärkeren Längsmuskelfasern (*m.l.*; Fig. 22 c), die, wie wir sehen werden, für die Locomotion wichtig sind; doch auch dorsal dieser starken Schicht treten noch M. longitudinales als zarte Fasern auf. Zu den Fasern des »vorderen Retractors« senkrecht stehen die M. obliqui anteriores (*m.o.a.*; Fig. 24 b), im Schwanz fallen die M. obliqui posteriores (*m.o.p.*; Fig. 24 c) durch die gleiche Stellung zum M. retractor posterior auf, die als feine Fasern von der Sohle zur Rückendecke verlaufen. Das letzte System bilden

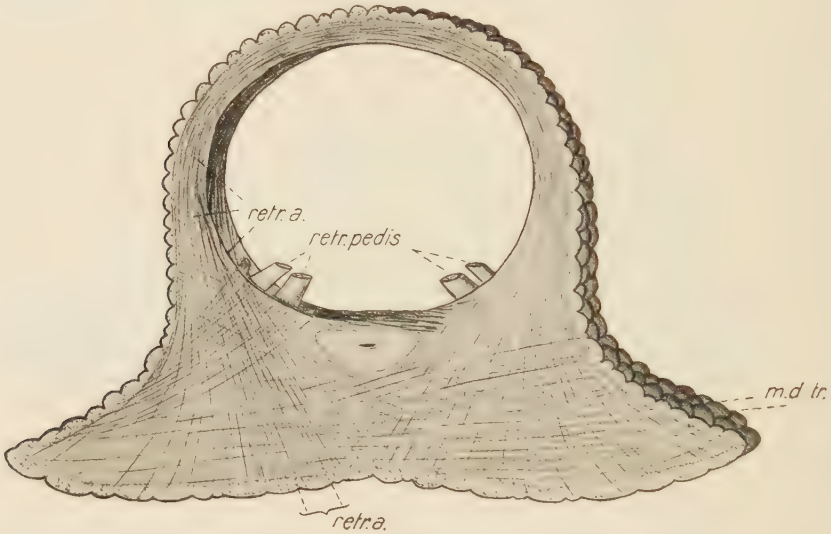

Fig. 28.

Diagonalschnitt (unter ∢ 45° zur Medianlinie) durch die vordere Körperhälfte von *Helix pomatia*. (Rasiermesserschnitt.)

die zarten M. dorsoventrales, die hier im Sagittalschnitt durch keine ähnlich verlaufenden Muskelfasern beeinträchtigt werden und daher gut zu sehen sind (*m.dv.*; Fig. 24 a).

d) Diagonalschnitt. Als letzten Schnitt möchte ich in der Fig. 28 einen Diagonalschnitt geben, dessen Schnittebene unter einem Winkel von 45° zur Längsachse und senkrecht zur Sohle liegt, und zwar ist die rechte Seite des Schnittes dem Kopfe näher gelegen als die linke; der Schnitt ist in der Zeichnung von der oralen Seite gesehen. Alle in der Transversalebene verlaufenden Muskelfasern sind infolge der schräg laufenden Schnittebene angeschnitten und nur in ganz kurzem

Verlauf sichtbar. Die inneren Fasern des M. retractor anterior sahen wir in der Fig. 21 (*retr.a.*) von den beiden Hauptmuskellagen zur Medianlinie des Fußes hin oralwärts zu beiden Seiten der Fußdrüse in den Fuß einstrahlen, auf der linken Seite der Fig. 28 liegen nun diese Retractorfasern (*retr. a.*) in der Schnittebene und verlaufen zur Fußsohle. Auf der rechten Seite der Zeichnung sind sie nur schwach zu sehen, da sie nicht in der Ebene liegen, daher angeschnitten sind und sich als kurze Striche zeigen. — Größere Muskelbündel des zum M. retractor externus gehörigen Fußretractors treten (Fig. 28) auf beiden Seiten der Fußdrüse in den Fuß ein (*retr.pedis*, auch Fig. 21). Die beiden rechten Bündel verlaufen nicht in der Schnittebene, von ihrem weiteren Verlauf im Fuß sieht man also in Fig. 28 nichts; die linke Seite dagegen zeigt, wie die dort ansetzenden Bündel sich vollständig in die feinsten Fasern auflösen, die dann ihrerseits in der Schnittebene liegend zur linken Wand des Fußes verlaufen und dort inserieren. — In der Schnittebene liegen außerdem noch die M. diagonales frontales (*m.d.fr.*, auch Fig. 23b), die als feine Fasern unter einem spitzen Winkel zur Fußsohle im Fuße verlaufen.

3. Betrachtung der Muskulatur als System.

Trotz der großen Anzahl von Fasern, die das gesamte Innere des Fußes ausfüllen und in den mannigfaltigen Richtungen sich kreuzen, verlaufen die Fasern doch, wie die Schemata und Schnitte zeigen, sehr regelmäßig. Natürlich wird durch Kontraktion von einzelnen Fußabschnitten das Bild oft verwickelter, da Fasern andere Richtungen einnehmen und nicht mehr in der Schnittebene liegen. Beim normal ausgestreckten Fuß ist aber die Anordnung oft so regelmäßig, daß man in Mikrotomschnitten ein ganz regelmäßig gebautes Geflecht vorfindet, das Simroth (1878) passend mit dem Geflecht eines Rohrstuhls verglichen und selbst als Rohrstuhlgeflecht bezeichnet hat.

Jedoch durch das Einreihen der Muskelfasern je nach ihrer Richtung in viele Systeme und durch das Zusammenfassen einzelner Systeme zum Rohrstuhlgeflecht läßt sich das Grundschema der Fußmuskulatur nicht erkennen. Da einerseits die erste über dem Sohlenepithel gelegene Muskelschicht zu den Transversalmuskeln gehört, die äußeren Muskelpartien der Körperwände von den M. circulares bevorzugt werden, andrerseits aber die Fasern der M. longitudinales und retractores meist das Innere des Fußes durchziehen, kann als Grundschema ein normaler Hautmuskelschlauch, in dem die Ringmuskulatur die innen liegende Längsmuskulatur umgibt, angenommen werden.

Die Circular- und Transversalmuskeln wären dann also als Fasern der Ringmuskulatur anzusehen, während die M. longitudinales und retractores die Längsmuskulatur ausmachen. Theoretisch kann man sich das Entstehen der M. circulares und transversales aus der Ringmuskulatur durch allmähliches Entstehen des breiten fleischigen Fußes so darstellen, wie es Fig. 29 zeigt. Das Schema *a* zeigt noch den typischen Hautmuskelschlauch von Ringmuskulatur außen und Längsmuskulatur innen, wie wir ihn bei primitiven Anneliden antreffen. Diese Anordnung könnte sich nun bei der speziellen Anpassung der Pulmonaten an die Kriechbewegung darin geändert haben, daß der zunächst noch unausgeprägte Fuß seitlich Wucherungen an sich hervorgehen läßt (Fig. 29b). In diese Wucherungen treten nun, wie Fig. 29b und c zeigen, natürlich auch die Muskelsysteme ein. Um aber den Fuß zu einem wirkungsvollen Kriechorgan umzugestalten, müssen besonders Transversalmuskeln zur Verschmälerung des Fußes auftreten. Nach den anatomischen Befunden sind M. transversales in großer Anzahl vorhanden, wir könnten uns also ihre Bildung so vorstellen, daß die Ringmuskelschicht an den Fußkanten neue Insertionspunkte gefunden hat; sie umgibt nicht mehr ringförmig die Körperhöhle, sondern ist in M. circulares und M. transversales zerfallen. Immerhin wurden auch noch zarte Muskelfasern um die Körperhöhle herum beobachtet, die unterhalb und oberhalb der Fußdrüse verlaufend auch noch ringförmig den Kreis mit den Circularmuskeln zu schließen schienen. Suchen wir wiederum ein Beispiel bei den den typischen Hautmuskelschlauch am deutlichsten zeigenden Anneliden, so können wir Schema 29d mit der Muskulatur bei Polychaeten vergleichen. Nach K. C. Schneider (1902, S. 372) ist bei ihnen die äußere Ringmuskellage lateral innerhalb der Segmente »in einzelne, an die Borstenfollikel herantretende oder in die Parapodien einstrahlende Faserbündel aufgelöst«.

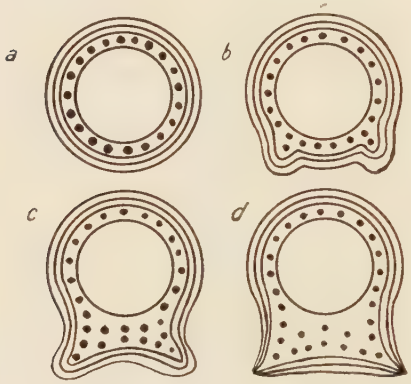

Fig. 29*a—d*.
Schema zur Ableitung der M. circulares und M. transversales vom typischen Hautmuskelschlauch.

Die zu den Fußkanten von *Helix* hinstrebenden M. circulares könnten sich nun weiter ausgefasert haben und inserierten bald an der

ganzen Fußsohle. Durch das Ausfasern würden schon in den Körperwänden die Grenzen zwischen den in zwei getrennten Schichten ursprünglich gelagerten Ring- und Längsmuskeln verwischt, da sich ihre Fasern miteinander verflechten. Die Transversalmuskeln wären bald im ganzen Fuß aufgetreten und hätten sich über der Fußdrüse zu kleinen Muskelbündeln zusammengelegt.

Weit davon entfernt, ontogenetische Gebiete durch diese Auseinanderlegungen berühren zu wollen, sollen diese theoretischen Erwägungen zeigen, wie die auf den ersten Blick scheinbar so unentwirrbar aufgebaute Muskulatur von *Helix pomatia* zum Teil auf den typischen Hautmuskelschlauch der Anneliden zurückgeführt werden kann und wie sie sich durch physiologische Anpassung an eine bestimmte Funktion aus ihm vielleicht hat entwickeln können. Bei Betrachtung der Locomotion werden wir sehen, daß die Kriechbewegung von *Helix pomatia* ganz unabhängig von irgendwelcher Rücksicht auf einen etwa früher bestehenden typischen Hautmuskelschlauch auf wurmförmige Fortbewegung, bedingt durch das Zusammenarbeiten von Längs- und Quermuskeln, zurückgeführt werden muß. Mit einigem Recht kann man also wohl die Physiologie zur Stütze der obigen vergleichend-anatomischen Betrachtungen anführen. Auch am Schluß der Literaturbesprechung der Muskulatur des Fußes werde ich auf den Hautmuskelschlauch noch einmal zurückkommen müssen (S. 558).

Mit der Bildung des Fußes sind auch die anderen Muskelsysteme aufgetreten, die sich entweder von einer der beiden Hautmuskelschichten ableiteten oder völlig unabhängig von diesen sekundär sich bildeten. Vom Columellarmuskel ist der kräftige im Fuß und in den Körperwänden verlaufende M. retractor internus von der Längsmuskulatur abzuleiten, da er in seinem ganzen Verlauf fast stets ungefähr Richtung und Lage mit den Längsmuskelfasern gemeinsam hat; auch der M. retractor pedis kann durch Abspaltung von der Längsmuskulatur entstanden sein. Ob aber Tentakel- und Pharynxretractoren gleichfalls von der Längsmuskulatur abzuleiten sind, erscheint mir sehr zweifelhaft; wahrscheinlicher ist es, in ihnen sekundäre Bildungen zu erblicken.

4. Zusammenfassung der Muskulatur.

Unter dem Gesichtspunkt des Hautmuskelschlauches habe ich die Fuß- und Hautmuskulatur und die noch später zu besprechende Muskulatur des Eingeweidesacks in den Fig. 30 und 31 noch einmal schematisch zusammengefaßt. Schema 30 gibt einen der Medianlinie nahe geführten

Sagittalschnitt durch *Helix pomatia* wieder. Die Körperwände bestehen aus Ringmuskulatur außen und Längsmuskulatur innen, die beiden Muskellagen liegen zwar in natura nicht voneinander abgegrenzt übereinander, sondern sie verflechten sich, doch bilden die M. circulares mehr die äußeren, die M. longitudinales mehr die inneren Muskellagen. Nur in den Tentakeln kann man infolge ihrer dünnen Wände auf Mikrotomschnitten deutlich die beiden Schichten voneinander getrennt sehen. In der Figur hat sich der große Tentakel zum Teil eingezogen; der Pharynx zeigt die gleiche Anordnung der Muskellagen, die ich bei

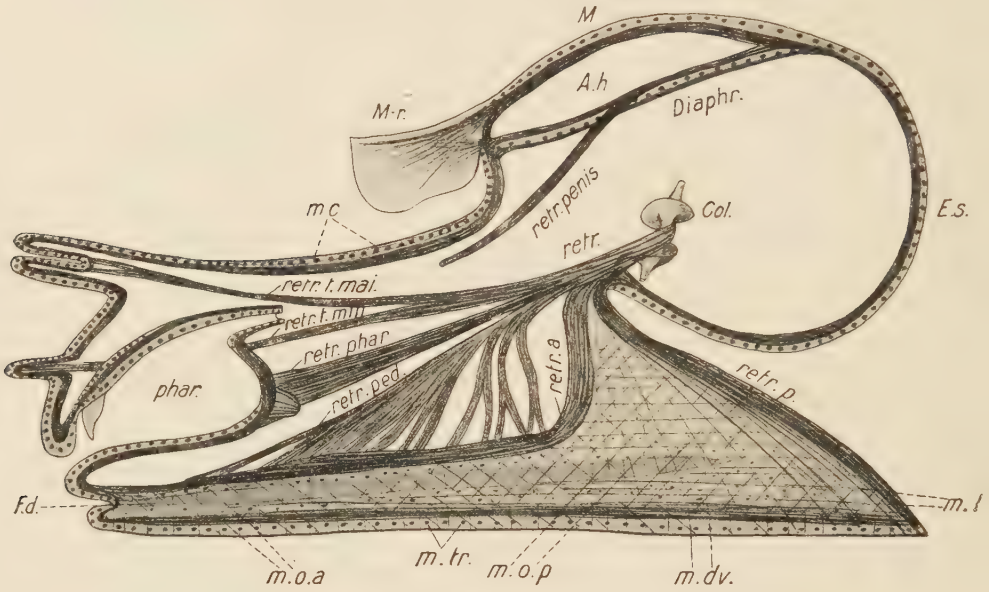

Fig. 30.

Schematischer Sagittalschnitt durch *Helix pomatia* unter Berücksichtigung des Hautmuskelschlauchschemas.

der Pharynxbesprechung schon erwähnt habe (*phar.*). Im Fuß befinden sich über der Fußsohle die zur Ringmuskulatur gehörigen, in der Figur quer getroffenen M. transversales (*m.tr.*), dorsal von dieser Lage haben sich die M. longitudinales (*m.l.*) zu einer stärkeren Lage zusammengelegt, um für die Locomotion Verwendung zu finden. Der von der Längsmuskulatur sich abspaltende Columellarmuskel zeigt sich in der Fig. 30 in seinen starken, von der Columella ausgehenden Muskellagen, die zum Teil außerhalb, zum Teil innerhalb des Fußes verlaufen und die ursprüngliche Längsrichtung im großen und ganzen beibehalten. Zur Erhöhung der Beweglichkeit des fleischigen Fußes

treten zuletzt noch die übrigen schon beschriebenen und zum Teil in das Schema eingezeichneten Muskelsysteme (*m.o.a.*, *m.o.p.*, *m.dv.*) auf, die den Fuß in vielen Richtungen gleichmäßig durchziehen und so das dichte, filzige Schwammgewebe bilden.

Fig. 31 zeigt das Schema der Muskelanlagen im Querschnitt. In den äußeren Partien der seitlichen Körperwände tritt in erster Linie die Ringmuskelschicht als M. circulares (*m.c.*) auf, die sich in den Fuß

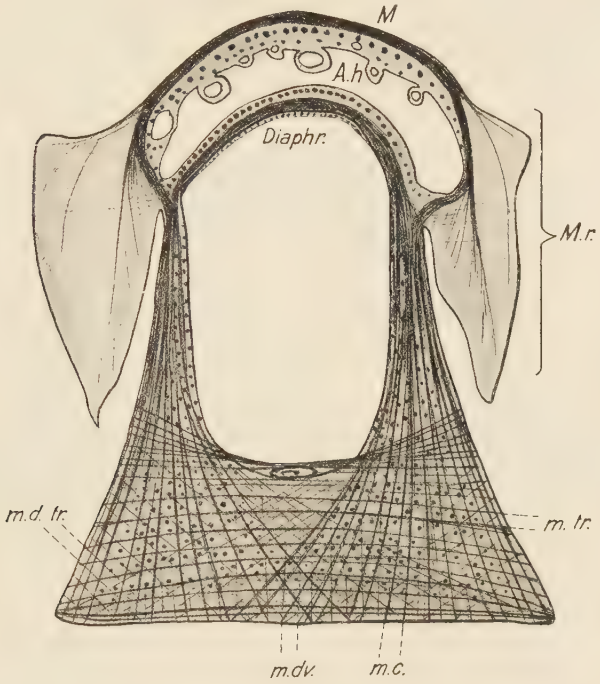

Fig. 31.

Schematischer Transversalschnitt durch *Helix pomatia* unter Berücksichtigung des Hautmuskelschlauchschemas.

jedoch ausfasert und an der ganzen Sohle ansetzt. Die gleichfalls zur Ringmuskulatur gehörigen M. transversales (*m.tr.*) erfüllen den ganzen Fuß. Die hier quer getroffene Längsmuskulatur findet sich mehr im Innern der Gewebe vor. Außerdem zeigt das Schema noch die M. diagonales transversales (*m.d.tr.*) und dorsoventrales (*m.dv.*).

5. Vergleich mit Arion empiricorum.

Es ist nach diesen Erörterungen nun interessant, wie sich die Anordnung der Muskulatur bei den nichtbeschalten Schnecken verhält.

Da mir *Arion empiricorum* in größeren Mengen zur Verfügung stand, zerlegte ich einige dieser Tiere mit dem Rasiermesser in Sagittal-, Transversal- und Frontalschnitte und wendete wiederum die Formolbehandlung an. Die Sagittalschnitte zeigten, daß innen eine starke Ringmuskellage die Körperhöhle umschließt. Sie läßt sich abpräparieren; unter ihr dem Körperepithel zu verläuft eine starke Längsmuskellage; zu äußerst folgen endlich wieder ganz feine Ringmuskelfasern. Es ist zuerst also der bedeutende Unterschied von *Helix pomatia* zu konstatieren, daß die Muskulatur derart in sich geschlossene Lagen bildet, daß sie voneinander zu trennen sind, und daß die Körperhöhle von einer starken Ringmuskellage umschlossen wird. In den äußeren

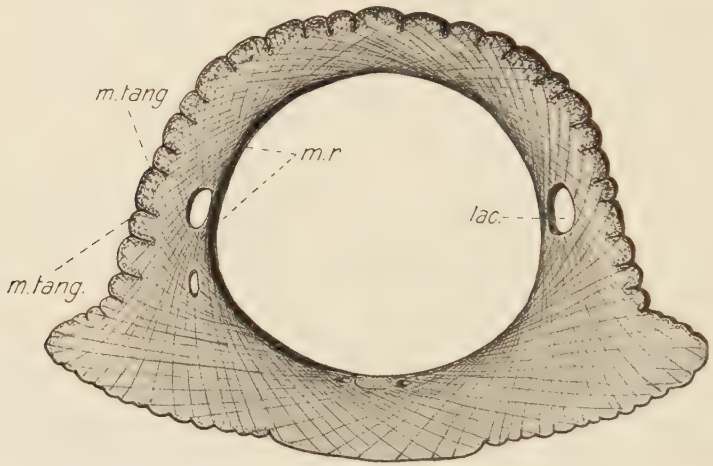

Fig. 32.
Transversalschnitt durch *Arion empiricorum*. (Rasiermesserschnitt.)

Partien der Körperwände treten bei *Arion* noch Diagonalfasern auf, die besonders mit den feinen äußeren Ringfasern ein zartes Netzwerk bilden, spiralig die Körperhöhle zu umlaufen scheinen und am oralen Ende des Tieres größere Lagen für die Mundbewegung bilden.

Fig. 32 zeigt einen Querschnitt von *Arion*. Unter einer stark pigmentierten Lederhaut ist eine helle bindegewebige Zone, unter welcher wieder die Muskellagen liegen. Von dem die Körperhöhle umschließenden Muskelring strahlen stets in der Transversalebene verlaufend viele feine Fasern aus und setzen am Körperepithel und an der Fußsohle an. Die Fasern verlassen nach beiden Seiten wie Tangenten den Ring, schneiden sich also und bilden ein enges Netzwerk (Fig. 32, *m.tang.*); man könnte sie als M. tangentiales bezeichnen.

So ist die Muskulatur von *Arion* viel einfacher gebaut, bei *Helix* muß also die Ausbildung der Schale und des großen Eingeweidesacks die Umwälzungen in erster Linie bewirkt haben. Zur Verbindung des Tieres mit der Schale lösten sich Längsmuskelfasern als kompliziert verlaufende Retractorfasern von der übrigen Längsmuskulatur ab und inserierten an der Columella. Dann aber hatte die Schnecke die schwere Schale und den großen Eingeweidesack zu tragen, der Fuß, der bei *Arion* nur als eine Abplattung der Ventralseite mit seitlichen Kanten zu sehen ist, bekam eine viel größere Ausgestaltung, und neue Muskelfasern in allen Richtungen traten auf, um den Fuß zu einem kompliziert gebauten Locomotionsorgan umzugestalten.

E. Mantel und Eingeweidesack.

Unter der Schale einer *Helix pomatia* befindet sich der größte Teil der Eingeweide, vom Eingeweidesack zur Schale hin abgeschlossen.

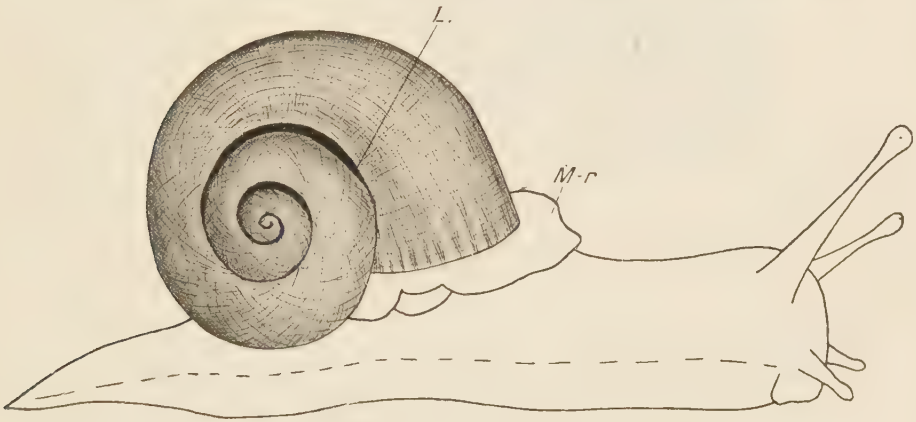

Fig. 33.
Eingeweidesack und Mantel von *Helix pomatia*. Schale entfernt.

Fig. 33 zeigt nach Entfernung der Schale den spiralig auf die Columella der Schale aufgerollten Eingeweidesack; die Schemata in den Fig. 30 und 31 geben ihn im Median- und im Querschnitt wieder. Der Eingeweidesack zeigt auf seiner dorsalen Seite die Lungen- oder Atemhöhle (Fig. 30 und 31: *A.h.*), über deren ontogenetische Bildung Lang (1900) in seinem Lehrbuch für vergleichende Anatomie folgendes sagt: »Als Einstülpung des Ectoderms tritt in der Gegend, wo sich die Schalendrüse gebildet hat, die Lungenhöhle auf, und es grenzt sich nun das Mantelfeld deutlich ab, indem sich der Rand rollt und abhebt.« Die

Decke der so gebildeten Lungenhöhle wird als Dach der Lungenhöhle, kürzer und im Vergleich mit den übrigen Mollusken als Mantel bezeichnet (Fig. 30 und 31: *M.*). Der Mantel setzt sich oral- und lateralwärts in den Mantelrand oder Mantelwulst fort, der weit über die vordere Körperhälfte wulstartig hinausragt (Fig. 30 u. 31: *M.r.*).

In Fig. 34 ist der Mantel entfernt und der Boden der Lungenhöhle, der allgemein als Diaphragma bezeichnet wird, wird sichtbar (Fig. 30, 31 und 34: *Diaphr.*). Von der Ventralseite des Diaphragmas entspringt ein dünner, langer Muskel, der frei in der Körperhöhle oralwärts verläuft und am hinteren Ende des Penis inseriert; es ist der Penisretractor (Fig. 30: *retr.penis*).

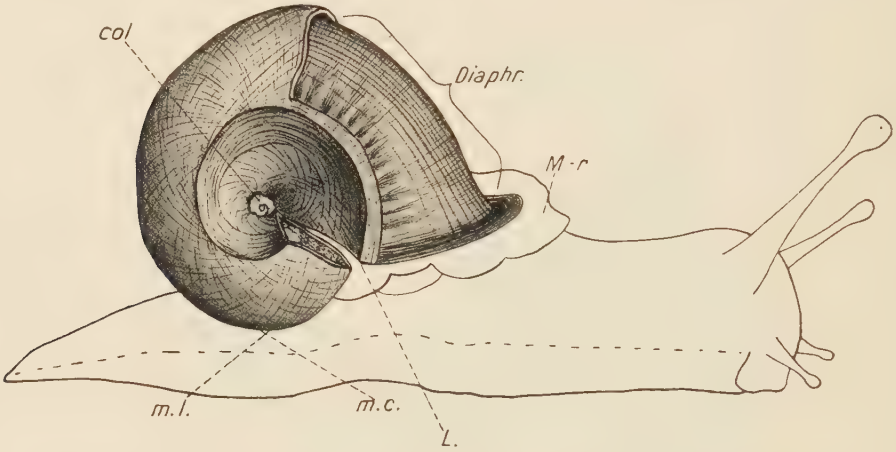

Fig. 34.

Eingeweidesack von *Helix pomatia.* Mantel und kleinere Windungen des Eingeweidesacks sind entfernt.

Nachdem in Fig. 34 die kleineren Windungen des Eingeweidesacks entfernt sind und somit auch die Unterseite der ersten Eingeweidesackswindung sichtbar wird, zeigt sich, daß durch die Aufrollung auf die Spindel sich die Oberseite des Eingeweidesacks durch eine scharfe Leiste von seiner Unterseite abgrenzt (Fig. 33 und 34: *L*). Die Leiste liegt unter den Schalennähten; ich möchte sie als »Leiste des Eingeweidesacks« bezeichnen. Die in der Fig. 34 abgeschnittenen kleineren Windungen des Eingeweidesacks sind in Fig. 35 in der dorsalen Ansicht (a) und in der linken Seitenansicht (b) noch einmal wiedergegeben.

Die Muskulatur im Eingeweidesack und im Mantel ist sehr fein und zart, wenn ich sie also in den Fig. 33, 34 und 35 darzustellen ver-

suchte, so mußte ich die Richtung der Fasern schon durch kräftigere Striche schematisch andeuten.

Haben wir in der übrigen Körpermuskulatur eine Anordnung der Muskelschichten vorgefunden, die sich auf den Hautmuskelschlauch leicht zurückführen läßt, so liegen die Verhältnisse beim Diaphragma und beim Mantel nicht so einfach vor. Wohl finden sich auch hier wieder längs und quer verlaufende Muskelfasern, die, wie die Schemata in den Fig. 30 und 31 zeigen, die Fortsetzung der M. longitudinales und M. circulares des Fußes und der Körperwände darstellen, aber die Lagerungen der Schichten entsprechen nicht mehr dem Hautmuskelschlauch, wie wir es auch trotz der Einstülpung noch erwarten sollten.

Die Muskulatur des Mantels besteht aus zwei Schichten; außen befindet sich eine ziemlich dicht gelagerte, quer zur Längsachse des Tieres verlaufende Schicht (Fig. 30 und 31). Da sie, wie es das Schema in Fig. 31 zeigt, in den Circularmuskeln der seitlichen Körperwände und des Fußes ihre Verlängerung finden, sind sie wahrscheinlich zur Ringmuskulatur zu rechnen. Einige Muskelfasern dieser Schicht strahlen auch in die seitlichen Mantelwülste aus (Fig. 31: *M.r.*).

Unter dieser Ringmuskulatur liegt im Mantel eine lockere Längsmuskelschicht (Fig. 30 und 31). Sie tritt, wie Fig. 30 schematisch zeigt, in den Mantelwulst (*M.r.*) ein und fasert sich hier im bindegewebigen, drüsenreichen Gewebe aus. Ihre Fortsetzung findet die Längsmuskelschicht in der Längsmuskulatur der Körperhaut und des Eingeweidesacks.

Wir haben es also beim Mantel, wenn als Grundschema für die hauptsächlichste Muskulatur von *Helix pomatia* der Hautmuskelschlauch angenommen wird, mit starken sekundären Veränderungen zu tun, da man eigentlich infolge der Einstülpung bei Bildung der Lungenhöhle eine doppelte Schichtung des Hautmuskelschlauches im Mantel vorfinden sollte.

Im Eingeweidesack (Fig. 30: *E.s.*), in dessen Wandung sich die Fasern des Mantels (*M.*) ohne weiteres fortsetzen, finden wir wieder regelmäßige Lagerung der Ring- (außen) und Längsmuskulatur (innen), wie es der typische Hautmuskelschlauch fordert. Jedoch werden von beiden Muskelschichten die ursprünglichen Richtungen nicht lange beibehalten. Es finden nämlich zweierlei Drehungen des Eingeweidesacks statt: einmal wird der ganze Sack auf die Columella aufgewunden, zweitens führt der aufgewundene Sack noch eine zweite Drehung um seine eigene Achse aus. Diese letzte Drehung bewirkt nun, daß sich die Longitudinalfasern immer mehr der Leiste nähern (Fig. 33), eine

schräge Richtung annehmen und sich so zu einer in der Leiste verlaufenden Längsmuskellage zusammenlegen. Ähnlich verschieben sich auch die Ringmuskeln, welche, da sie stets zu den Längsmuskeln senkrecht stehen, gleichfalls eine schräge Richtung einnehmen müssen und die Leiste zu fliehen scheinen. Es entsteht so ein Netzwerk von diagonal sich kreuzenden Muskelfasern, das in den Fig. 33, 34 und 35 dargestellt ist.

Auch auf der Unterseite der ersten Eingeweidesackswindung sieht man in der Fig. 34 wieder eine größere Lage von Längsmuskelfasern die Leiste des Eingeweidesacks verstärken. Unter ihr verläuft zur Columella (*col.*) hin die Ringmuskulatur, die auch hier durch die Drehung des Eingeweidesacks um seine eigene Achse eine schräge Richtung

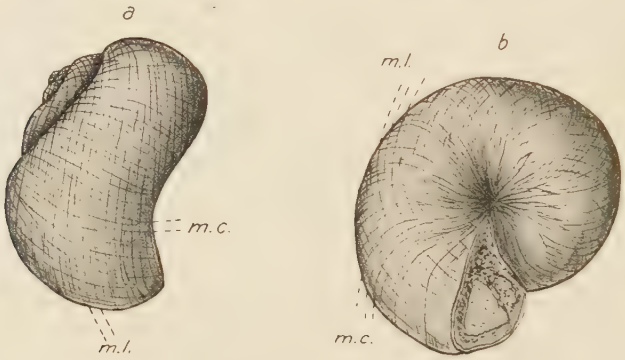

Fig. 35*a* und *b*.

Die kleineren Windungen des Eingeweidesacks von *Helix pomatia* in dorsaler (a) und linker Seitenansicht (b).

eingenommen hat. Von der Spindel (*col.*) sieht man zuweilen feine Fasern zur Leiste und zum Mantelrand verlaufen, die vielleicht retractorische Funktion haben, aber sehr zart sind und spärlich auftreten.

Die Muskulatur des Diaphragmas besteht aus drei Schichten: zwei Längsmuskelschichten, die eine quer verlaufende Schicht zwischen sich einschließen. Von den Längsmuskelschichten ist die zur Lungenhöhle die weitaus stärkere, sie kreuzt zum Teil die vom Mantel zur Rückendecke des vorderen Tierkörpers hinziehende Längsmuskulatur und strahlt im Mantelwulste aus (Fig. 30). Die Mehrzahl ihrer Fasern jedoch schließt sich, wie auch die Fasern der unteren Längsmuskelschicht des Diaphragmas den längs verlaufenden Fasern der Körperwände und des Eingeweidesacks an. Von der oberen Längsmuskelschicht des Diaphragmas löst sich der Penisretractor ab, der nach Durchbrechung der unteren Schichten frei in der Körperhöhle oralwärts verläuft

und am hinteren Ende des Penis ansetzt (Fig. 30: *retr.penis*). — Die zwischen den beiden Längsmuskellagen verlaufende, quer zur Körperachse gerichtete Schicht findet ihre Fortsetzung in den Ringmuskeln der Körperwandungen und des Mantels, wie dies Fig. 31 (*m.c.*) zeigt.

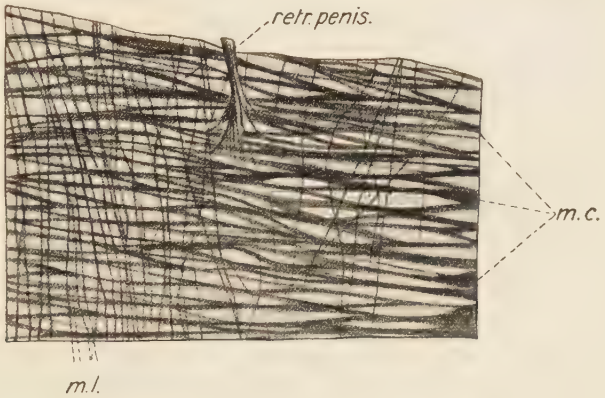

Fig. 36.

Stück vom Diaphragma mit Penis retractor (*retr.penis*) von *Helix pomatia* (mit Zeichenlupe gezeichnet).

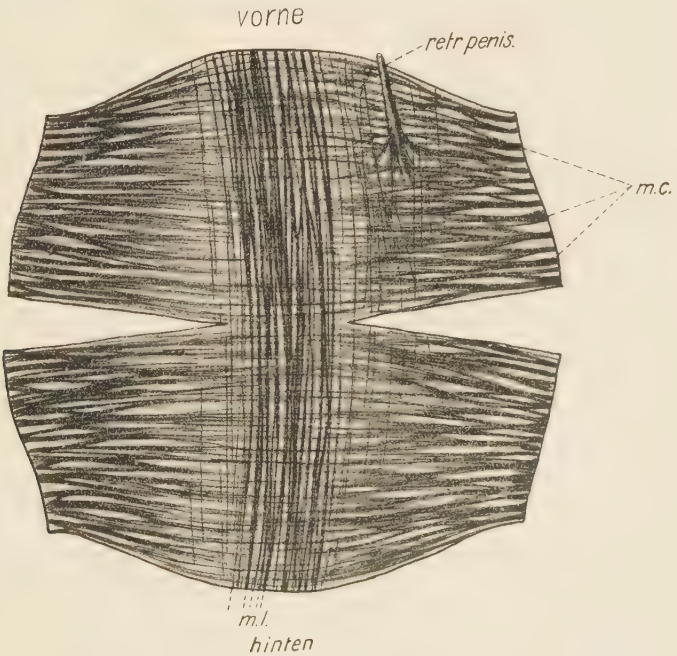

Fig. 37.

Diaphragma von *Helix pomatia*, total, ausgebreitet und etwas schematisiert.

Die Anordnung der Längs- und Querfasern im Diaphragma zeigen die Fig. 34, 36 und 37. Fig. 36 zeigt von der Ventralseite gesehen die Stelle des Diaphragmas, an der der Penisretractor ansetzt. Die Zeichnung wurde mit der Zeichenlupe angefertigt, sie gibt also ein genaues Bild vom Verlauf der längs und quer verlaufenden Muskeln im Diaphragma. In Fig. 37 ist das ganze Diaphragma, gleichfalls von der Ventralseite gesehen, in der Zeichenebene ausgebreitet gedacht; um es ausbreiten zu können, mußte es natürlich wegen seiner Krümmung an beiden Seiten angeschnitten werden.

Die M. longitudinales (*m.l.*) zeigen sich als nur über den Rücken des Diaphragmas verlaufende starke Fasern (Fig. 34 und 37), lateralwärts treten sie nicht mehr auf. Die M. circulares (*m.c.*) treten jedoch wie im Mantel gleichmäßig verteilt auf und schließen sich nur zu beiden Seiten beim Ansatz an den Mantel zu kleineren Bündeln zusammen, die aber nicht aus dem Diaphragma heraustreten (Fig. 34 und 37). An der Ansatzstelle des Diaphragmas an den Mantelrand legen sich die M. circulares zu einem starken Muskelring zusammen (Fig. 34).

Wir sehen also, daß im Eingeweidesack zum größten Teil die gleiche Lagerung der Schichten sich vorfindet, wie sie im typischen Hautmuskelschlauch besteht, nur sind durch Drehung des Eingeweidesacks die Faserrichtungen etwas geändert worden. Im Mantel und Diaphragma ist jedoch die Muskulatur ganz abweichend von der übrigen Hautmuskulatur zu finden, was wahrscheinlich durch sekundäre Umgestaltungen und Neuanlagen zu erklären ist.

F. Literatur über die Muskulatur der Körperwand und des Fußes.

Über die Muskulatur des Eingeweidesacks habe ich keine Aufzeichnungen in der Literatur gefunden, auch sind die Körperwände wenig berücksichtigt, so daß für unsere Literaturbesprechung in erster Linie nur der Fuß in Betracht kommt.

In seiner Arbeit über die Hautdecke der Gastropoden sagt F. Leydig (1876): »Die Muskeln der Leibeswand halten zwei Hauptrichtungen ein: nach außen und oben liegen die Ringmuskeln, nach einwärts oder unten die Längsmuskeln, beidemal wegen der Menge der Bluträume in Gruppen oder Bündel aufgelöst. — Im übrigen sind die Muskelfasern noch in mannigfaltiger Weise verflochten und bilden einen guten Teil des Schwammwerkes.«

Speziell die Fußmuskulatur von *Helix pomatia* wurde eingehend 1878 von H. Simroth beschrieben. Simroth machte durch den *Helix-*

fuß Frontal-, Sagittal- und Transversalschnitte und fand ein regelmäßig aufgebautes Geflecht, das er, wie ich schon oben erwähnte, als Rohrstuhlgeflecht bezeichnete. Dieses Rohrstuhlgeflecht setzte er aus Längs-, Quer- und Schrägfasern zusammen. Er vermutete schon, daß viele von den von ihm gesehenen Muskelfasern vom Retractor abzuleiten seien, da er aber nur die Richtung der Fasern im Fußgewebe betrachtete und den weiteren Verlauf in den lateralen Körperwänden und zur Columella hin nicht verfolgte, konnte er die Retractorfasern nicht von den übrigen Muskelfasern unterscheiden und die Retractorfasern zu bestimmten Retractorsystemen nicht zusammenfassen. So kommt es, daß er z. B. die starke dorsale Rückenlage des Schwanzes nicht als Retractorarm, sondern als einfache Längsmuskelfasern ansah. Die Kreuzung der Muskelfasern des »vorderen Retractors« (Fig. 21: *retr.a.*) unter dem Pharynx schrieb er den vorderen Bündeln des M. retractor pedis zu, die nach meinen Befunden in den Fuß eindringen und zu den lateralen Körperwänden ausstrahlen (Fig. 28: *retr.ped.*). Ein Aufsteigen der Längsmuskelfasern zur Fußdrüse im oralen Teil des Fußes fand ich auch nicht, wohl aber steigt die Fußdrüse zu ihrem tiefgelegenen Ausführungsgang hinunter und nähert sich ihrerseits so den Längsmuskelfasern. Direkt über dem Sohlenepithel fand Simroth Längsmuskelfasern, die noch unter ihnen verlaufenden feinen Transversalfasern scheint er nicht beobachtet oder für jene Bogenfasern gehalten zu haben, die von Hautpapille zu Hautpapille sich um die diese Erhöhungen trennende Vertiefungen herumwinden und in Körperhaut und Fuß Hautkontraktionen bewirken sollen. Trotzdem Simroth Retractorsysteme nicht beschreibt, glaubt er doch, daß sich alle Muskelfasern außer den Längsmuskelfasern über der Fußsohle von einem Retractorsystem ableiten, das als eine Ablösung der inneren Hautmuskulatur anzusehen ist. Das Retractorsystem und die übrige Hautmuskulatur bilden also ein einheitliches Ganzes, dem er normale kontraktile Eigenschaften zuschreibt. Ihm gegenüber stellt er allein die über der Fußsohle verlaufenden Längsmuskeln, denen er eine ganz eigentümliche, sonst im ganzen Tierreich nicht wieder anzutreffende, »extensile« Eigenschaft zuweist. Auf den Begriff der »extensilen« Muskelfasern kann ich hier aus Raummangel noch nicht eingehen, ich muß daher vorläufig auf das Kapitel über Locomotion verweisen. Aber schon nach unsern morphologischen Befunden haben die betreffenden Längsfasern diesen eigentümlichen Vorrang, extensil zu sein, vor der übrigen Muskulatur gar nicht verdient, in dem der Muskulatur zugrunde liegenden Schema des Hautmuskelschlauches verlaufen vielmehr bei

Helix pomatia diese Längsfasern normalerweise als gewöhnliche kontraktile Muskelfasern unter der sie nach außen hin schützenden Ringmuskelschicht.

Im Jahre 1879 gab H. Simroth einen Transversalschnitt durch die Sohle von *Limax cinereoniger* wieder, der dieselbe Anordnung der Muskelfasern zeigt, wie sie in Fig. 32 von *Arion* angegeben ist; den Transversalschnitt hat Simroth auch im Bronn, Abteilung: Pulmonaten (1908 bis 1912) wieder aufgenommen. Simroth führt die Muskelfasern, die in den drei Ebenen des Raumes verlaufen, an und findet longitudinale, vertikale und transversale Muskelfasern. Diagonal verlaufende, besonders am oralen Körperabschnitt zur Bewegung der Mundgegend stärker auftretende und außerhalb der drei Ebenen des Raumes befindliche Muskelsysteme, wie sie bei *Arion* vorkommen (s. S. 548), beschreibt er bei *Limax* nicht.

Einen wichtigen Beitrag zur Morphologie des Molluskenfußes gab G. Kalide (1889) in seinen Untersuchungen über Heteropoden und Pteropoden. Er fand auch hier den typischen Hautmuskelschlauch mit äußerer Ring- und innen liegender Längsmuskellage. Unter diesen Systemen befand sich ein Diagonalmuskelsystem, bestehend aus zwei Schichten: die obere Schicht von der oral-dorsalen Seite caudal-ventralwärts, die untere von der oral-ventralen Seite caudal-dorsalwärts verlaufend; das System verläuft in zwei großen Spiralen unter dem eigentlichen Hautmuskelschlauch um die Körperhöhle herum. Diese spiralig verlaufenden Diagonalfasern scheinen auch bei *Arion* aufzutreten; bei *Helix pomatia* haben ähnlichen Verlauf die M. obliqui und M. diagonales frontales, die sich vielleicht von einem solchen spiraligen System ableiten lassen, allerdings durch breite Ausbildung des Fußes in mehrere Systeme aufgeteilt sind. Auch bei den Heteropoden und Pteropoden liegen, wie bei *Helix*, in der Rücken- und Bauchlinie des Schwanzes stärker verlaufende Längsmuskellagen.

Hinsichtlich der Morphologie des Schneckenfußes speziell bei *Limnaea* sagt L. Car (1897) in seiner Arbeit über die Locomotion der Pulmonaten folgendes: »Die Muskelfasern kreuzen sich in allen möglichen Richtungen, sind ganz wirr in dem centralen Bindegewebe zerstreut. Von einer Schicht von Längsmuskelfasern kann man kaum reden. Man sieht zwar stellenweise parallel der Längsoberfläche des Fußes ganze Bündel, doch eine zusammenhängende Schicht kommt auf einem Schnitt nicht zustande. Die dorsoventralen Fasern heben sich noch am meisten als solche hervor, namentlich an der Basis des Fußes, von wo sie sich radiär in den Fuß ausbreiten, — Retractor. Es fehlt

jedoch auch nicht an Diagonalfasern und quergestellten ... Doch es gibt auch sehr viele isoliert dastehende Muskelfasern, welche über die ganze Sohle in dorsoventraler Richtung hinziehen.«

In seinem Beitrag zur Anatomie über *Haliotis tuberculata* beschreibt H. J. Fleure (1904) die Muskulatur des Fußes von *Haliotis*. Er findet unter dem Epithel der Körperwand Ringmuskulatur, darunter längs- und radiärgelagerte Fasern. »Der subepitheliale Teil der centralen muskulösen Masse besteht hauptsächlich aus bestimmt gruppierten Muskelfasern, die sich durch regelmäßige, mit Blut erfüllte Lücken erstrecken.«

Eingehender untersuchte 1908 Vlès den Fuß von *Haliotis*. Er führte aber auch nur Schnitte durch die drei Ebenen des Raumes und findet im Fuße von *Haliotis* Bilder, die sehr an die Schemata Simroths vom *Helix*fuß erinnern. So finden wir im Frontalschnitt schönes Rohrstuhlgeflecht wieder, bestehend aus »fibres longitudinales«, »fibres transverses« und »fibres obliques«. Im Transversalschnitt ist die Anordnung der Fasern ähnlich so, wie wir sie bei *Helix* fanden, Vlès bezeichnet die einzelnen Systeme als »fibres transverses«, »fibres dorsoventrales« und »fibres du muscle coquillier«; es fehlen nach diesen Angaben bei *Haliotis* die M. diagonales transversales und die M. circulares. Da Vlès nur die drei Ebenen des Raumes beachtet, beschreibt er keine außerhalb dieser Ebenen verlaufenden Systeme; den Verlauf der von ihm gesehenen Fasern verfolgt er auch nicht bis in die Körperwände.

Also auch die Literatur über die Morphologie des Fußes der Mollusken ist infolge des großen Durcheinander von feinsten Muskelfasern sehr klein, die Simroth'sche Arbeit von 1878 ist die einzige, die *Helix pomatia* ausführlicher behandelt. Wie schwierig es ist, in dieses filzige Muskelgewebe ohne besonders geeignete Methoden Ordnung zu bringen und zu welch geringem Endergebnis manche Beobachter infolgedessen kommen können, zeigt die jüngste über die Morphologie des Molluskenfußes erschienene Arbeit von Jousseaume (1909). Jousseaume versuchte der noch sehr unklaren Morphologie des Molluskenfußes näher zu treten; er kam zu folgendem Ergebnis: »Lorsque j'ai voulu faire l'anatomie d'un pied de Mollusque, je me suis perdu dans l'inextricable entrelacement de fibres musculaires, les unes longitudinales, transversales, perpendiculaires, et les autres obliques dans tous les sens; toutes ces fibres serrées, tassées, comme des poils de Lapin dans un feutre, avec plus d'ordre certainement, mais aussi difficiles à séparer. Tout ce que j'ai pu retirer, de mes essais, c'est de m'être

rendu compte de la grande mobilité, dont jouit le pied d'un Gastéropode. . . . je n'ai vu que du brouillard dans l'enchevêtrement des faisceaux musculaires.«

Zum Schluß wollen wir noch im Anschluß an die Literatur auf die Muskulatur von *Helix pomatia* in bezug auf den typischen Hautmuskelschlauch, wie er bei den Anneliden zu finden ist, eingehen. K. C. Schneider schreibt in seinem »Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere« (1902) auf S. 563 über die Muskulatur von *Helix pomatia*: »Die Muskulatur ist nicht als Ectopleura (Hautmuskelschlauch) zu bezeichnen, sondern gehört zur Mesopleura. Sie wird von den ventralen Endabschnitten des mächtigen sog. Spindelmuskels gebildet, der dorsal an der Schalenspindel beginnt und ventral in den Fuß ausstrahlt. Er bildet hier Faserbündel, die zum Teil längs, zum Teil parallel und schräg zur Oberfläche verlaufen. Die tangentialen und schräg verlaufenden Bündel stehen in mannigfacher Wechselbeziehung zueinander und senden auch steil aufsteigende Fasern zur Epidermis empor, die mit ihren pinselartigen Endverzweigungen bis zwischen die Deckzellen vordringen. Im näheren Bereiche unter dem Epiderm fehlen gröbere Bündel, und die vorhandenen schwächeren und die einzelnen Fasern sind lose verteilt, wie es sich aus der Anwesenheit der Drüsenzellen ergibt; auch sind auf diese Region, die ferner durch reiche Anhäufung der Bindesubstanz charakterisiert ist, die radialen Fasern vorwiegend beschränkt. Alle Faserbündel verschiedenen Verlaufs sind durcheinander gemischt; besondere Richtungen treten nirgends hervor.« K. C. Schneider deutet also die gesamte Muskulatur der Mollusken als Mesopleura und läßt sie, ohne den Verlauf der Faserrichtungen auch nur einigermaßen zu verfolgen und so in dem von ihm flüchtig skizzierten Durcheinander von Muskelfasern Ordnung zu bringen und ohne auf anatomische Arbeiten früherer Autoren zurückzugehen, aus dem Spindelmuskel entstehen. Aber schon 1878 zeigte Simroth, daß z. B. die sehr starken, über der Sohle verlaufenden Längsmuskelfasern unmöglich mit dem Retractorsystem sich vereinigen lassen. Leydig (1876) fand bei Gastropoden, Kalide (1889) bei Heteropoden und Pteropoden und Fleure (1904) bei *Haliotis* eine Hautmuskulatur, die außen eine Ring- und innen eine Längsmuskelschicht zeigte. Die gleiche Anordnung der stärkeren Hautmuskelsysteme fanden wir aber auch bei *Helix pomatia*; die Annahme liegt daher nahe, das System des Hautmuskelschlauches nicht allein als didaktisches Mittel bei der Aufführung der Muskulatur benutzen zu können, sondern die betreffenden Muskel-

systeme zum Hautmuskelschlauch zusammenzusetzen, der, wie wir auf S. 544 und in Fig. 29 sahen, sich trotz seiner Umänderungen mit dem typischen Hautmuskelschlauch der Anneliden vergleichen läßt. Ob nun, wie H. Simroth 1878 es für wahrscheinlich hält, der gesamte Columellarmuskel von der inneren Hautmuskulatur abzuleiten ist, lasse ich dahingestellt. Wahrscheinlich ist es, daß der M. retractor internus (Fig. 30: *retr.a.* und *retr.p.*) von der Längsmuskulatur des Hautmuskelschlauches gebildet ist, vielleicht trifft dieses auch noch für den M. retractor pedis (Fig. 30: *retr.ped.*) zu. Jedoch ist die Ableitung schwierig für den Pharynxretractor und die Tentakelretractoren (Fig. 30: *retr.phar.*, *retr.t.mai.* und *retr.t.min.*), letztere werden wahrscheinlich mesopleuritischen Ursprungs sein. Gleichfalls zur Mesopleura würden dann die verschiedensten schräg- und die dorsoventral verlaufenden Muskelfasern und der Penisretractor (Fig. 30: *retr.penis*) zu rechnen sein.

Die Locomotion bei Helix pomatia mit Berücksichtigung anderer einheimischer Pulmonaten.

1. Einziehen der Schnecke in die Schale.

Um sich vor äußeren Feinden und vor Kälte und Trockenheit zu schützen, ziehen sich unsere beschalten Schnecken mit Hilfe des an der ganzen Sohle inserierenden Retractors ins Gehäuse zurück. Nur der Retractor bewirkt die Einziehung, durchschneidet man seine Arme, so kann sich der Fuß wohl stark kontrahieren, jedoch sich nicht mehr in die Schale zurückziehen. Der Fuß einer kriechenden *Helix* befindet sich in geschwelltem Zustande, beim Einziehen in die Schale muß daher, um das gesamte Tier in dem Gehäuse bergen zu können, die schwellende Flüssigkeit durch Kontraktion aller Muskeln aus dem Schwellgewebe des Fußes entfernt werden. Da das sich ins Gehäuse zurückziehende Tier kein Wasser ausscheidet, beim Anschneiden von kriechenden Schnecken aber oft so viel Blut austritt, daß das Tier verblutet, kann nur Blut zur Schwellung verwandt werden. Das beim Einziehen in die Schale durch Kontraktion des gesamten muskulösen Fußes aus demselben ausgepreßte Blut sammelt sich in dem geräumigen Teil der Leibeshöhle unter dem stark muskulösen Diaphragma. Zerlegt man eine fast ganz ins Gehäuse zurückgezogene, von der Leibeshöhle aus mit Karmin injizierte und mit Cocain abgetötete *Helix pomatia* in Rasiermesserschnitte, so zeigt sich die Injektionsmasse, aus dem Fuße und der vorderen Körperhöhle herausgepreßt, in erster Linie unter dem Dia-

phragma, kleinere Mengen auch noch im Eingeweidesack die Leber und die übrigen Organe umgebend.

Der von Blut entleerte Fuß löst sich, da die Adhäsion des Fußes an der Unterlage infolge der Schlaffheit des Schwellgewebes verringert oder sogar aufgehoben ist, leicht von der Unterlage ab, die Schnecke legt sich während des Einziehens infolge der Schwerpunktsverschiebung auf eine Schalenseite, die in der Sohlenmitte ansetzenden Fasern des Musculus retractor anterior kontrahieren sich, so daß eine Längsfalte entsteht und sich die beiden Fußkanten, durch Kontraktion der Transversal- und der transversalen Diagonalmuskeln eine Rille bildend, aneinander legen. Nun beginnt der Retractor, das gesamte Tier in die Schale einzuziehen. Zuerst wird der Musculus retractor externus kontrahiert, um die empfindlichsten Teile der Schnecke, den Kopf mit den die Hauptsinnesorgane tragenden Tentakeln, zu bergen, sodann zieht der Musculus retractor anterior, unterstützt vom Musculus retractor pedis, den gesamten vorderen Körper des Tieres in die Schale, seine Spuren sind als leichte Kerbe vom Sohlenrand zur Sohlenmitte gehend an frei gehaltenen Tieren oft zu sehen (Fig. 38 links); zuletzt arbeitet der Musculus retractor posterior, der den Schwanz einzieht und ihn zum Schutze des vorderen Körpers nach vorne herüberschlägt. Der Mantelrand wölbt sich über das ganze Tier, und zwei am Mantel befindliche Lappen bilden den letzten Verschluß und sorgen durch ihren drüsenreichen Aufbau für genügende Feuchtigkeit und Schleimabsonderung. — Da das ganze Tier im Gehäuse Platz finden muß, müssen sich, wie ich schon oben sagte, alle Muskelsysteme der vorderen Körperhälfte und besonders des Fußes kontrahieren. Daß während des Verharrens in der Schale die ganze Muskulatur in starker Kontraktion bleiben muß, erscheint mir unwahrscheinlich; zuerst ist es schwer denkbar, wie während großer Trockenheit im Sommer und während der oft halbjährigen Winterruhe bei stark herabgesetztem Stoffwechsel die Muskeln andauernd derart arbeiten könnten, dann aber ist auch keine Muskelkraft vorhanden, die das Blut wieder in den Fuß treiben und den Fuß wieder zum Schwellen bringen könnte. Die Weinbergschnecke zeigt sogar, daß selbst im Tode, wo doch die Muskeln meist nicht in Kontraktion verbleiben, sie fast völlig im Gehäuse zurückgezogen ist, sie also in dieser Stellung ihre Ruhelage hat. Einige Muskeln müssen bei dem in die Schale zurückgezogenen lebenden Tiere jedoch noch immer in Kontraktion bleiben, um der Kapillarität des lockeren Schwellgewebes des Fußes, das Blut begierig aufnimmt, entgegenzuarbeiten.

2. Austreten der Schnecke aus der Schale.

Das Austreten der Schnecke aus dem Gehäuse geschieht durch Schwellung. Nachdem alle Muskeln der austretenden Körperteile und besonders des Fußes erschlafft sind, saugt das lockere Schwammgewebe des Fußes schon durch seine Kapillarität ziemlich viel Blut auf. Daß diese Kapillarität ziemlich groß ist, zeigt deutlich eine im Erstickungstode völlig aufgetriebene und in Formol gehärtete *Helix pomatia*. Schneidet man sie vom Rücken her auf, so kann man leicht den ganzen Fuß wie einen Schwamm ausdrücken, wobei das Wasser nie durch die Sohle oder durch die Körperwand, stets aber durch die in die Körperhöhle mündenden Blutlacunen austritt. Legt man nun den zu einer formlosen, kleinen und runzeligen Masse zusammengedrückten Fuß so in Wasser, daß letzteres durch die Blutlacunen eindringen kann, so saugt das schwammartige Maschenwerk das Wasser im Augenblick wieder auf und nimmt die alte geschwellte Form wieder an. Möglich ist es, daß das tote Schwellgewebe durch die Formolbehandlung an Elastizität und daher auch an Kapillarität noch zugenommen hat, doch auch an lebendem Gewebe zeigt sich ein Aufsaugen von Flüssigkeit bei Schnecken, die durch längeres Verweilen in abgekochtem Wasser ihren Fuß zum Schwellen gebracht haben, jedoch noch nicht abgestorben sind. Das Aufsaugen kann hier nur an kleinen Sohlenpartien beobachtet werden, da die Tiere sich noch immer kontrahieren und so den Fuß schrumpfen lassen können. — Die Schwellung des Fußes wird von den Pedalganglien beherrscht, zerstört man einige den Fuß von diesen Ganglien aus versorgende Nerven oder entfernt man die Pedalganglien selbst, so werden bestimmte Teile des Fußes bzw. der ganze Fuß in dauernde, starke Kontraktion versetzt.

Doch genügt die Kapillarität durchaus nicht, um die zur Adhäsion und Locomotion genügende Schwellung des Fußes zu bewirken, es muß eine Muskelkraft hinzukommen, die die schwellende Flüssigkeit mit Macht in den Fuß hineintreibt. Das Herz ist hierzu zu schwach und durch den offenen Blutkreislauf ungeeignet; Biedermann (1905) zeigte sogar, daß Schnecken mit ausgeschnittenem Herzen noch kriechen können. Ein schnelles und völliges Geschwelltwerden des Fußes besorgt vielmehr das muskulöse Diaphragma, welches das unter ihm reichlich wie in einem Reservoir angesammelte Blut mit aller Macht durch Kontraktion seiner Muskeln in die vordere Körperhöhle und den Kopf drückt und diese aus der Schale heraustreibt. Aus der Körperhöhle wird die Schwellflüssigkeit durch den Druck des Diaphragmas, ver-

stärkt vom Druck der dorsalen und lateralen Wände der vorderen Körperhöhle, in zwei große, den ganzen Fuß durchziehende und an beiden Seiten der Fußdrüse verlaufende, starke Blutlacunen (Fig. 25 und 26: *lac.*) und in eine unpaare, den Schwanz des Tieres versorgende Lacune (Fig. 26) gepreßt, von wo aus das Blut das ganze Schwammgewebe des Fußes zum Schwellen bringt. Wahrscheinlich ist es, daß durch Kontraktion der die Lacunenwände bildenden Muskelfasern ein regelrechter Druck entsteht, der seinerseits auch wieder das Blut in einer bestimmten Richtung noch in die feinsten Maschen hineintreibt, doch läßt sich dieses durch die Kleinheit der Lacunen und durch die Feinheit der Muskelfasern schwer nachweisen. Ebenso ist es wahrscheinlich, daß die Einführungsgänge zu den Lacunen von der Leibeshöhle aus kontraktil sind und sphincterartig den Ein- und Austritt des Blutes in den Fuß und aus demselben regulieren können. Bei *Vaginula*-Arten will H. Simroth (1891) in den Lacunen solche sphincterartige Verengerungen der Öffnungen durch die anliegenden Muskelfasern gefunden haben, G. Schmidt (1915) sah und erwähnte sie bei *Helix pomatia*.

So wird der ganze vordere Schneckenkörper mit dem Fuße und dem Schwanze durch Erschlaffen der gesamten Fußmuskulatur, durch die Kapillarität des Schwellgewebes und besonders durch Druck des Diaphragmas, der Körperhöhlenwände und wahrscheinlich auch der Blutlacunen auf größere Blutmengen aus der Schale herausgetrieben und geschwellt.

3. Anheftung der Sohle auf einer Unterlage.

Nach dem Austritt aus der Schale und nach der Schwellung des Fußes wird eine Unterlage für die Anheftung gesucht. Zuerst heftet sich meist der beweglichste Teil, der Kopf, an, bald folgt die ganze Sohle mit dem Schwanz. Die Anheftung besteht in erster Linie nur in Adhäsion, die durch starke Schleimabsonderung der Fußdrüse noch wesentlich erhöht wird. Saugwirkung kommt bei gewöhnlicher Anheftung, besonders aber beim Kriechen, wie das Kriechvermögen unserer Land- und Süßwasserschnecken auf zarten Schleimbändern zeigt, nicht vor, sie kann aber leicht bei irgendwelchen Störungen, wie Beschweren der Schale oder Ziehen an derselben, durch Kontraktion der in der Sohlenmitte inserierenden Retractorbündel und der zahlreichen Dorsoventralfasern bewirkt werden. Äußerlich ändert sich bei einer saugenden Anheftung auch die Gestalt der Sohle, indem sie kürzer und breiter wird und so die Funktionen eines regelrechten Saugnapfes besser ausführen kann.

4. Locomotion der Schnecke.

Grundbedingung für die Fortbewegung unserer Landschnecken ist Adhäsion eines genügend großen Teiles der Fußsohle. Ist die Adhäsion durch rauhe oder durchlöcherte Unterlage, wie zum Beispiel Sand oder grobes Leinen, erschwert, so wird von der Fußdrüse so viel Schleim abgesondert, daß das Tier die Unterlage mit einer Schleinlamelle überziehen und auf diesem an der Luft bald hart werdenden Schleimbande adhärierend kriechen kann. So konnte eine kräftige *Helix pomatia* bei einem horizontal gestellten Drahtgitter, bei dem die dünnen Eisenstäbe 7 qmm weite Öffnungen ließen, eine ganze Reihe von diesen großen Quadraten mit Schleim ausfüllen und so eine kurze Strecke über das Drahtgitter weiterkriechen; einer *Helix hortensis* war es unmöglich, zum Ausfüllen der großen Löcher genügende Mengen Schleim abzuscheiden, jede Locomotion war also ausgeschlossen. Anwendung findet diese unbedingte Abhängigkeit der Locomotion von genügend großer Adhäsion bei Anlage von sogenannten »Schneckengärten«.

Ähnlich ist auch das Kriechen unserer Süßwasserpulmonaten an der Wasseroberfläche. Bei *Limnaea* oder *Planorbis* sieht man in reflektiertem Licht meist ganz gut ein am Wasserspiegel hängendes Schleimhäutchen, das die Schnecke absondert und zum Kriechen als Unterlage benutzt. Das Schleimhäutchen fand ich bei *Planorbis* oft so fest, daß ich das Tier mit einer Nadel daran an der Wasseroberfläche herumziehen konnte. Die Locomotion auf diesen zarten Schleimbändern zeigt übrigens wieder, daß nur Adhäsion zur Fortbewegung notwendig ist, da Saugwirkung die zarten Lamellen sofort zerstören würde.

Locomotion findet bei *Helix pomatia* nur nach vorne statt. Einer auf einer Glasscheibe kriechenden Schnecke sieht man oberflächlich betrachtet durchaus keine anderen Bewegungen an, als daß das ganze Tier in allen Teilen gleichmäßig schnell nach vorne gleitet, ohne spannende, schreitende oder wurmförmige Bewegungen zu zeigen. Die Sohlenunterseite zeigt dabei ein überaus charakteristisches Bild: Fast über die ganze Sohle gleiten von hinten nach vorne Wellen hin; hinten schwach und unbestimmt anfangend werden sie oralwärts immer schärfer und deutlicher. Da nur beim Auftreten dieser Wellen Ortsveränderung vorkommt, sie also Faktoren der Locomotion sind, bezeichnet man sie als »Locomotionswellen«. — Fig. 38 gibt Photographien von drei Weinbergschnecken, die, an einer vertikal aufgestellten Glasscheibe kriechend, von der Sohle her aufgenommen wurden, wieder. Fig. 39 zeigt die Locomotionswellen auf der Sohle von *Arion empiricorum*

(links) und *Limax cinereus* (rechts); bei *Arion* sind die Wellen dunkler, bei *Limax* heller als der Grundton des betreffenden Sohlenteiles. In Fig. 40 ist die Sohle einer *Helix pomatia* schematisch wiedergegeben, die gerade eine Wendung nach links ausführt.

Fig. 38.
Locomotionswellen auf der Sohle von *Helix pomatia* (Photographien).

Fig. 39.
Locomotionswellen auf der Sohle von *Arion empiricorum* (links) und *Limax cinereus* (rechts). (Photographien.)

Die Locomotionswellen durchlaufen das bei *Helix pomatia* sehr breite »locomotorische Mittelfeld« (Fig. 38, 39 und 40, *l.M.*), in dem bei alten Weinbergschnecken mit dunkler Sohle in der Kopfgegend die Fußdrüse als weißgelbliche Masse durchschimmert. Die bei *Arion* und *Limax* ebenfalls breiten und bei *Arion* dunkler als das Mittelfeld gezeichneten »Seitenfelder« (Fig. 39) sind bei *Helix pomatia* nur als schmale, nur bei älteren Tieren mit dunkler Sohle durch hellere Färbung vom Mittelfeld unterscheidbare, durch Querfurchen leicht eingekerbte Seitenränder zu sehen (Fig. 38, Fig. 40: *S.*). Sehr schön heben sich die Seitenfelder auch bei *Helix pomatia* vom Mittelfeld ab, wenn man einer lebenden Schnecke ungefähr 1 ccm

Ringer-Lockesche Lösung, der im Verhältnis von 1 : 200 Methylenblau zugesetzt ist, in die Körperhöhle injiziert. Mit dem Blut wandert der blaue Farbstoff in die großen Lacunen des Mittelfeldes, von wo er sich nach allen Seiten verteilt; bald hat das Mittelfeld ein grünlichblaues, die darüber hinweggleitenden Wellen haben ein dunkelblaues Aussehen erhalten, während die weniger schwammartigen Seitenfelder die Farbe nicht so leicht aufnehmen und blaugrün, zuweilen direkt grün aussehen.

Da nur das Mittelfeld Wellen zeigt, allein also die Locomotion besorgt, heben sich oft die Seitenfelder von der Unterlage an ihren Rändern ab (Fig. 38, links), so daß bei einer kriechenden Sohle oft nur das locomotorische Mittelfeld mit den Wellen zu sehen ist. Die physiologische Bedeutung der Seitenfelder besteht darin, daß sie das Mittelfeld völlig mit der Unterlage in Berührung und damit in Funktion bringen und durch ihr festes, durch keine Wellenbewegung gestörtes Anliegen an der Unterlage die Adhäsion zwischen der ganzen Sohle und der Unterlage stark vergrößern. Bei einer an einer Glasscheibe völlig anhaftenden *Helix pomatia* von 6 cm Länge und 3 cm Breite waren die Seitenfelder $^1/_2$ cm breit.

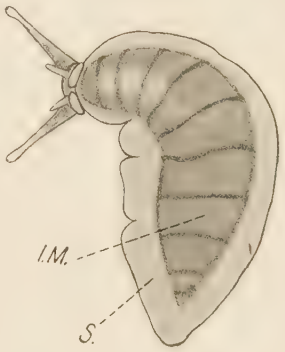

Fig. 40.
Schema der Sohle von *Helix pomatia*. Das Tier macht eine Wendung nach links.

Wie schon erwähnt, verlaufen die Wellen bei *Helix pomatia* sowie auch bei den meisten Landpulmonaten von hinten nach vorne. Aber nicht nur beim Berühren einer Unterlage, sondern auch an völlig freigehaltener Sohle ist das Wellenspiel zu sehen (gegen Biedermann, 1905). Mit Hilfe einer Lupe zeigen sich die dunklen Wellen deutlich als aus der Sohlenoberfläche heraustretende, konvexe Querbänder, wobei ihr vorderer Rand scharf abgegrenzt ist, während sie hinten allmählich in der Sohle verschwinden. Ihre Konvexität zeigt sich auch, wenn kleinere Luftblasen unter einer kriechenden Sohle eingeschlossen sind, was durch schnelles, allseitiges Auflegen der geschwellten Sohle auf Glas leicht zu erreichen ist. Jedes Luftbläschen wird durch die ankommende Welle infolge des konvexen Aufbaues vor der Welle her ein Stückchen oralwärts getrieben, wenn die Welle darüber fortgegangen ist, wird das Bläschen jedoch wieder zurückgedrückt, so daß es ungefähr seine alte Lage wieder bekommt.

Die Wellen sind selten gerade Linien, vielmehr meist gebogen, indem die mittleren Teile den seitlichen immer etwas voraus sind (Fig. 38). Weitere Unterschiede bei der Geschwindigkeit einzelner Wellenpunkte treten bei Änderungen der Kriechrichtung ein; so kommt z. B. bei einer kriechenden Schnecke eine nach links ausgeführte Wendung so zustande (Fig. 40), daß die an der linken Fußhälfte inserierenden Retractorbündel sich anspannen und die linken Flügel der Locomotionswellen fast still stehen, während die rechten Flügel der Wellen bei lockeren rechten Retractorbündeln schneller vorwärts eilen und alle Wellen so wie mehrere Reihen Soldaten eine Schwenkung nach links ausführen. Die Schnelligkeit und die Anzahl der Locomotionswellen hängen von der Lebhaftigkeit der Kriechbewegung ab, gewöhnlich schwankt bei *Helix pomatia* die Zahl der Wellen zwischen 7 und 12, die eine Sohlenlänge von ungefähr 7 cm in 22 Sekunden durchlaufen.

Wenn man eine an einer Glasscheibe kriechende Weinbergschnecke durch plötzlichen Zug am Gehäuse in der Fortbewegung stört, stellen sofort die Wellen ihre Bewegung ein und werden zu »stehenden« oder »stabilen« Wellen (Simroth, 1879). Diese sind schwächer als die Locomotionswellen und werden von den unabhängig von ihnen bald wieder auftretenden Locomotionswellen wieder aufgehoben, das heißt: sie geben ihren stehenden Charakter auf und vereinigen sich mit der nächsten auf sie stoßenden Locomotionswelle.

Bei genauerem Studium der kriechenden Schneckensohle mit der Lupe zeigt es sich, daß Teile der Sohle nur in dem Augenblick vorwärts gleiten, in dem eine Welle über sie hinwegläuft. Zum Beispiel werden durchscheinende Ganglienknötchen oder Tuschezeichen auf der Sohle von jeder Welle ein Stückchen oralwärts verschoben, sie ruhen sodann, bis eine neue Welle ihnen wieder Locomotion gibt. So ruht, da jede Welle ungefähr ein Drittel der Breite der benachbarten Wellenzwischenräume ausmacht, von dem locomotorischen Mittelfeld stets ungefähr drei Viertel, während nur ein Viertel fortwährend in Bewegung ist. Trotzdem stehen die Seitenfelder und der gesamte übrige Körper in steter Bewegung, was besonders Schnecken mit breiten Seitenfeldern, wie *Arion* und *Limax*, deutlich zeigen. Parker (1911) führte als Erklärung für diese Erscheinung den menschlichen Gang an, wo ja auch stets ein Bein ruht, während der Kopf in steter Bewegung ist.

Sind die Tuschezeichen breiter oder liegen mehrere kleine, durchscheinende Ganglienknötchen hintereinander, so sieht man, daß bei jeder Welle sich die Tuschezeichen in der Längsrichtung der Sohle verschmälern, die Ganglienknötchen sich ebenso nähern. Dieses Zusammen-

ziehen der betreffenden Sohlenstelle und die Konvexität der einzelnen Wellen zeigen, daß es sich um Kontraktionswellen in der Längsrichtung der Fußachse handelt. Es können für solche Kontraktionen nur die im Fuße zahlreich sich befindlichen Längsmuskelfasern in Betracht kommen, die in besonders starker Schicht über der Fußsohle liegen. Die Kontraktionen dieser Längsfasern treten in Querlinien nebeneinander angeordnet auf, rufen eine longitudinale Verkürzung und somit eine Konvexität eines kleinen Teiles der Schneckensohle hervor und ziehen dadurch die kleinen, gerade betroffenen Teilchen der Sohle nach vorne, während der übrige wellen- und kontraktionslose Teil des locomotorischen Mittelfeldes ruht. Machen wir uns die Bewegung an

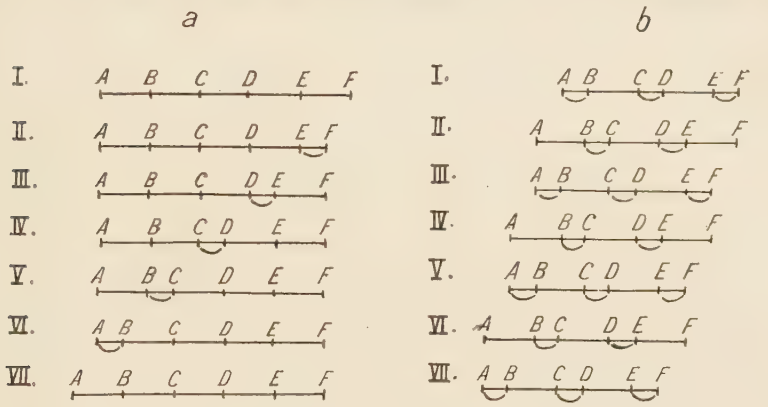

Fig. 41 *a* und *b*.

Schemata der Fortbewegung der Locomotionswellen auf der Sohle von *Helix pomatia*. a) auf der Sohle eine Welle, b) auf der Sohle drei Wellen. I—VII. Einzelne Stadien im Verlauf der Wellen.

dem in Fig. 41 a gegebenen Schema klar: *AF* sei ein Teil einer von rechts nach links kriechenden Schneckensohle im Medianschnitt. Die im Stadium I in Ruhe befindliche Sohle ist in kleine, gleichgroße Teilstückchen eingeteilt, die wir als »Einheiten« der Sohle bezeichnen wollen. Die Locomotionswelle beginnt in II am hinteren Ende der Sohle bei *F* durch Kontraktion der letzten Sohleneinheit *EF*. *EF* wird auf die Hälfte der normalen Länge kontrahiert, indem *F* auf *E* zu gezogen wird. Beim dritten Stadium (III) geht die Welle nach *DE* über, *E* rückt auf *D* zu, *DE* wird gleich der halben normalen Länge, *EF* hingegen erschlafft und erhält durch Vorrücken von *E* die alte normale Länge wieder. So treten oralwärts nacheinander *DE*, *CD*, *BC* und *AB* in Kontraktion, während sich die Kontraktionen der hinter den sich kontrahierenden Teilchen liegenden Einheiten sofort wieder aufheben,

und sich diese Einheiten oralwärts verlängern. — In Fig. 41b ist ein Schema gezeichnet, in welchem drei Wellen zugleich die Sohle bestreichen. Die Bewegung ist hier wesentlich schneller als im Schema mit nur einer Welle (Fig. 41a), kommt doch das Tier hier um $1^1/_2$ Einheiten vorwärts, während bei einer Welle die Locomotion nur eine halbe Einheit ausmacht.

Jedoch können die Längsmuskeln wohl nicht allein zur Locomotion genügen; sie ziehen alle caudalwärts gelegenen Teilchen nach vorne, bewirken aber keine Verlängerung der vorderen Sohlenpartie. Warum wird bei Kontraktion von *AB* nun *B* nach *A* gezogen und wer gibt dem kontrahierten *AB* die Kraft, sich in seiner normalen Länge vorzustrecken? Zuerst könnte man bei dem von Blut geschwellten Fuße an einen oralwärts gerichteten Blutdruck in den Lacunen und im Schwellgewebe denken, und dieser Faktor ist auch von vielen Autoren, wie ich in der Literaturbesprechung noch bemerken werde, angeführt worden. Ich möchte hier schon Versuche von einigen Autoren anführen: Vlès und Dubois (1907) schnitten einer *Fissurella neglecta* 1—2 mm von der Sohle durch einen Frontalschnitt ab, ein größerer, ventral gerichteter Blutdruck war durch das Fehlen der Sohle also aufgehoben. »On constate que cette *Fissurelle* ainsi mutilée continue à se déplacer, sans que les charactères de sa locomotion paraissent modifiés, pendant plusieurs heures et même plusieurs jours après la section du pied. L'animal a repris son adhérence au verre par toute la surface de section étalée, comme il adhérait auparavant par la sole pédieuse.« — Den zweiten hier in Betracht kommenden Versuch teilt Robert in seiner Arbeit von 1907 mit, daß sogar Querscheiben vom Fuß noch Kriechbewegungen ausführen; trotzdem nimmt der Autor Blutdruck zur Locomotion an, da in dem engen Maschenwerk sich das Blut wie in einem Schwamm hält und der geringste Blutdruck nach seiner Meinung für die Verlängerung der Sohle genügt. Die Ansicht kann ich nicht vertreten, das Gewicht des Körpers und der Schale, das eine Schnecke, noch oft durch äußere Hindernisse beschwert, an senkrecht stehenden Unterlagen heraufzuziehen hat, müßte schon einen ziemlich großen Blutdruck erfordern. Die einzigen Organe, die einen genügend großen, oralwärts gerichteten Blutdruck bewirken könnten, wären die beiden großen Blutlacunen zu beiden Seiten der Fußdrüse; sie liegen zu hoch über der Sohle, und die noch Kriechbewegungen ausführenden Transversalscheiben Roberts zeigen ihre Impotenz. Das tiefer und über der Sohle liegende Schwellgewebe ist meiner Ansicht nach für einen genügend großen Blutdruck zu dicht

und entbehrt jeglicher größerer, oralwärts gerichteter Blutbahnen, auch zeigt doch wohl das Abschneiden der Sohle, daß das Blut infolge der Kapillarität wohl gehalten wird, jedoch ein Blutdruck speziell für *Fissurella neglecta* zur Locomotion nicht verwandt wird, da die der Sohle völlig beraubten Tiere noch mehrere Tage nach der Sektion normale Locomotion zeigten. Auf Grund ihres Versuches nehmen auch Vlès und Dubois keinen Blutdruck, sondern nur Muskelarbeit zur Locomotion an.

Welche Muskeln die Locomotion unserer einheimischen Landschnecken bewirken, zeigen zarte Schnecken mit sehr schmalen Seitenfeldern, etwa eine junge *Helix hortensis*. Beim Kriechen sieht man mit Hilfe einer Lupe die Ränder der auf der Glasscheibe völlig aufliegenden Seitenfelder leichte transversale wellenförmige Bewegungen ausführen. Diese Wellen stimmen mit den Locomotionswellen derart überein, daß bei jeder Locomotionswelle eine Verbreiterung der Schneckensohle, nach dem Vorübergleiten der Welle eine Verschmälerung der Sohle eintritt. Die Konturveränderungen sind nur bei schmalen und völlig anliegenden Seitenfeldern sichtbar, bei *Arion* und *Limax* sind sie gar nicht, bei *Helix pomatia* nur bei jungen Tieren schwach und auch nur selten zu sehen. Die Bewegung ähnelt der Locomotion der Würmer, besonders der Turbellarien. Zwar tritt zum Beispiel bei *Dendrocoeleum lacteum* die Kontraktion der Längsmuskulatur nicht so deutlich in scharf gezeichneter Wellenlinie auf, jedoch ist auch hier besonders bei beschleunigter Locomotion wie bei manchem anderen Wurm, z. B. *Lumbricus*, bei jeder Kontraktion der Längsmuskeln eine Verbreiterung der Sohle, bei erschlaffter Längsmuskulatur eine Verjüngung der Sohle zu sehen.

Solche wurmförmigen Bewegungen sind also auch für unsere Landschnecken, in erster Linie aber für unsere Heliciden in Betracht zu ziehen; es kommen bei beiden Tiergruppen mit den Kontraktionen der Längsmuskelfasern alternierende Kontraktionen der starken Ringmuskulatur vor, die Längsmuskelfasern ziehen die caudalen Teile nach vorne, die Ringmuskulatur treibt die betreffenden Sohlenteile durch Verschmälerung und Verlängerung des Fußes oralwärts. Speziell bei *Helix pomatia* sind es die sich von der Ringmuskulatur ableitenden und den ganzen Fuß durchziehenden, besonders aber direkt über dem Sohlenepithel liegenden, starken Transversalmuskelfasern, die, auf die feste Anheftung der caudalwärts von ihnen gelegenen Locomotionswellen an der Unterlage fußend, die oralwärts von ihnen sich befind-

lichen, eben erschlafften Sohleneinheiten durch transversale Kontraktion des Fußabschnittes oralwärts strecken.

In Fig. 42 ist ein Schema gezeichnet, das einen durch eine kriechende Fußsohle gemachten Frontalschnitt zeigt: *m.l.* seien die Längsmuskelfasern, *m.tr.* seien die Transversalmuskeln; der Pfeil gibt die Kriechrichtung an. Bei c_1, c_2 und c_3 kontrahieren sich die Längsfasern, führen Verbreiterungen und Verdickungen der Sohle mit sich und rufen in erster Linie Longitudinalwellen hervor; dieses sind unsere Locomotionswellen. Bei e_1 und e_2 kontrahieren sich die Transversalmuskelfasern, verschmälern und verlängern die Sohle oralwärts und rufen an den Sohlenrändern Konturveränderungen hervor, die sich als Transversalwellen zeigen. Die Transversalwellen verlaufen natürlich, mit den Longitudinalwellen abwechselnd, gleichfalls oralwärts. Bei Beginn der Locomotion läßt sich diese Richtung genau feststellen, während der Locomotion aber scheinen sie oft caudalwärts zu verlaufen, indem die einzelnen Punkte der Konturlinien die ihnen von hinten zulaufenden Wellenberge zu übersteigen und sich so zum Schwanze hin zu bewegen scheinen. Die Täuschung ist gleich dem Phänomen, welches sich bei einer Eisenbahnfahrt zeigt, wo die Landschaft in der der Fahrrichtung entgegengesetzten Richtung sich zu bewegen scheint. Genau die gleiche Erscheinung zeigt auch die Wellenmaschine von Mach, führt man den Schlitten von rechts nach links, so scheinen oft, wenn man den Schlitten selbst nicht verfolgt hat, die Transversalwellen von links nach rechts zu laufen. Diese Täuschung hat viele Autoren veranlaßt, ein neues, völlig von den Locomotionswellen zu trennendes und caudalwärts verlaufendes Wellensystem anzunehmen; ich werde in der Literaturbesprechung noch hierauf zurückkommen.

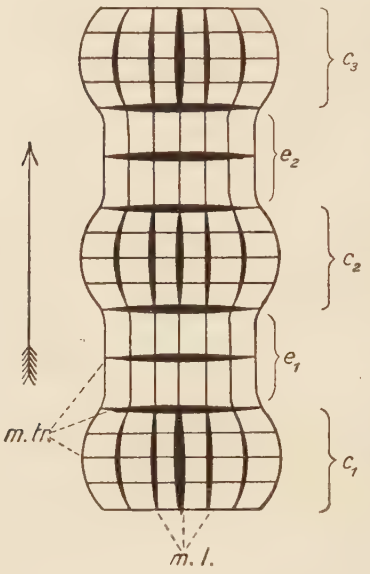

Fig. 42.

Schema der locomotorischen Muskulatur des Fußes von *Helix pomatia* während der Locomotion. Der Pfeil gibt die Kriechrichtung an.

Dieses neue, scheinbar caudalwärts streichende Wellensystem zeigt sich auch am oralen Ende der frei gehaltenen *Helix*sohle, besonders bei

mit Zigarrendampf gereizten oder plötzlich verletzten Tieren. Nach genauer Beobachtung kann man jedoch seine feste Zugehörigkeit zu den normalen Locomotionswellen sehen, und besonders bei neu eintretender Locomotion zeigt sich auch hier der oralwärts gerichtete Verlauf der beiden eng zusammenhängenden Wellensysteme.

Einen Versuch muß ich hier erwähnen, bei welchem Robert (1908) ein zweites, caudalwärts gerichtetes Wellensystem stets beobachtet haben will. Einer völlig frei gehaltenen *Helix pomatia* wurde mit einem größeren Kotbande die Atemöffnung verstopft. Nachdem das Tier durch Ausstoßen von Luft mehrere Male versucht hatte, den Schmutz zu entfernen, zog es den ganzen vorderen Körper in die Schale zurück und schob die bald wieder anschwellende vordere Fußkante zwischen Kotballen und Atemöffnung. Infolge großer Schleimsekretion der Fußdrüse haftete das Kotband bald am vorderen Rande der Fußsohle und glitt bei lebhaftem Auftreten der Locomotionswellen allmählich an der frei gehaltenen Sohle ganz hinunter, bis es, von großen Schleimmengen umgeben, an der Schwanzspitze ankam. Daß nur die gewöhnlichen, oralwärts gerichteten Locomotionswellen, nicht aber besondere caudalwärts verlaufende Wellen (Simroth, 1910; Robert, 1908) oder etwa der Druck des von der Fußdrüse ständig ausgeschiedenen Schleimes den Transport bewirkten, zeigte sich durch starkes Auftreten der Locomotionswellen und durch gleichmäßiges Weitergleiten des Bandes auf der hinteren Sohlenhälfte, nachdem die vordere Hälfte vom Schleim gereinigt war. Bei kleineren an freigehaltener Sohle hinunter gleitenden Fremdkörpern konnte ich sogar feststellen, daß der Fremdkörper nur in Bewegung war, sobald eine Locomotionswelle über ihn hinwegging, daß er aber ruhte, sobald die Welle ihn verlassen hatte. Es war also bei diesen Versuchen durchaus die normale Kriechbewegung durch Locomotionswellen vorhanden, nur stand hier der Fuß fest, während das von Schleim eingehüllte Kotband als Unterlage die Bewegung ausführte; ein besonderes, caudalwärts gerichtetes Wellensystem bestand nicht.

Leicht erklärlich ist es, daß bei *Arion*, *Limax* und zum Teil auch bei *Helix pomatia* die breiten elastisch wirkenden und stark an der Unterlage adhärierenden Seitenfelder die Transversalwellen des locomotorischen Mittelfeldes so abschwächen können, daß sie als Konturveränderungen der Sohlenränder nicht mehr wahrzunehmen sind. *Helix hortensis* hingegen hat sehr schmale Seitenfelder, und es finden sich bei ihr auf der Sohle auch verhältnismäßig wenige Wellen, die dann natürlich umso schärfer hervortreten.

Die Locomotion bei unsern Schnecken beruht also ausschließlich auf Arbeit von kontraktiler Muskulatur, die als longitudinal und transversal gerichtete Fasern die Sohle überspannt. Die Musculi longitudinales und transversales rufen Longitudinal- oder Locomotionswellen und als Konturveränderungen sichtbare Transversalwellen hervor. Beide Arten von Wellen verlaufen oralwärts, alternieren miteinander und hängen voneinander ab.

Ich nehme an, daß auch unsere Süßwasserpulmonaten, trotzdem sie keine der beiden Wellenbewegungen zu zeigen scheinen, dieselbe Locomotion haben. Da sie in einem Medium leben, das ungefähr das gleiche spezifische Gewicht hat wie ihr Körper — sie können nach Belieben im Wasser auf- und niedersteigen —, hat sich eine in scharfen Wellen verlaufende Kontraktionsbewegung nicht ausgebildet, die Kontraktionen verlaufen diffus. Die Landschnecken hingegen haben eine verhältnismäßig viel schwerere Last auf rauheren Wegen zu tragen, ihre Bewegung hat sich schärfer differenziert, und zwar begnügen sich unsere Nacktschnecken noch mit schmalem locomotorischen Mittelfeld und ziemlich breiten Seitenfeldern, während bei unseren Gehäuseschnecken durch die Schwere der Schale und des Eingeweidesacks der Fuß sich vergrößert und das Mittelfeld sich verbreitert hat und die Seitenfelder verhältnismäßig sehr schmal sind. Die Würmer endlich haben als Turbellarien (z. B. *Dendrocoeleum lacteum*) die Mollusken nur wenig überholt, sie haben aber als Anneliden (z. B. *Lumbricus*) die höchste Vollkommenheit einer wurmförmigen Bewegung erreicht, indem hier nicht nur die ventrale Körperseite oder ein besonderes Locomotionsorgan, etwa ein Fuß, sondern der ganze Tierkörper die Locomotion besorgt.

5. Literatur über Locomotion der Gastropoden.

Vorbedingung zur Locomotion war, wie wir sahen, Adhäsion, die ihrerseits ein genügendes Geschwelltsein des Fußes verlangte. Die Schwellung des Molluskenfußes — bei Lamellibranchiaten herrschen ähnliche Umstände vor — beruht bei unsern Muscheln nach den Ansichten von Nalepa (1883), Griesbach (1885) und Schiemenz (1884) auf Wasseraufnahme durch Lücken in der Haut, die eine Verbindung der Außenwelt mit den im Fuße befindlichen Lacunen darstellen sollten und von Griesbach als »Pori aquiferi« bezeichnet wurden; ein Wiederaustreten des Wassers sollte durch besondere an den Poren befindliche Schließmuskeln verhindert werden. Fleischmann (1885) findet bei *Anodonta* solche Poren nicht, vielmehr große Blutreservoirs im Mantel der Muschel. Auch bei *Helix pomatia* sind, wie meine Mikrotomschnitte und das Schwellenlassen der unverletzten, in Formol gehärteten Sohle einer in Wasser erstickten und auf-

getriebenen Schnecke zeigen, derartige Poren nicht vorhanden; die Sohle dehnt sich nur infolge Blutdrucks, und der unter dem Diaphragma liegende Teil der Körperhöhle dient dem Blute als Reservoir.

Ebenso gehen die Ansichten der Autoren betreffs der Locomotion der Gastropoden auseinander. Über die ersten Ansichten sagt H. Simroth in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs (Abteilung: *Molluska* III. Band 1896/97, p. 45) folgendes: »Solches Gleiten kann auf mehrfache Weise zustande kommen, einmal durch eine nach hinten gerichtete kontinuierliche Secretion, wobei das Secret die Stütze abgibt, welche den Oragnismus nach vorne schiebt, sodann durch Cilien. Der erste Modus kommt wohl bei kleinen Geschöpfen vor wie Diatomeen und Gregarinen, der zweite bei Turbellarien. Jener schließt sich von selbst aus wegen der Größe der meisten Gastropoden, der zweite aus demselben Grunde bei allen Formen von größerem Umfange. Aber auch bei Turbellarien dürfte die Wimperung nicht durchweg genügen, sondern die Muskulatur greift ein, wie bei den Schnecken, und da es sich um die gleiche morphologische und demnach gleiche ökologische Grundlage handelt, zeigt wahrscheinlich auch bei den Platoden, namentlich bei den unter den schwierigen Verhältnissen der freien Luft lebenden Landplanarien, die Muskulatur die entsprechende Modifikation.« — Vlès und Dubois (1907) bewiesen zudem auch die Nichtigkeit der Cilientheorie, indem die der ganzen Sohle beraubte *Fissurella neglecta*, wie schon oben erwähnt, normale Locomotion zeigte.

Nach der Ansicht der zweiten Gruppe von Forschern beruhen die Wellen auf Circulation irgendeiner Flüssigkeit, von Wasser, das von außen aufgenommen wird, oder von Blut. Der Verfechter dieser Theorie ist Sochaczewer (1880), sodann nahm auch H. Simroth (1885) für *Pomatias* in erster Linie Blutwellen zur Locomotion an.

Die dritte Gruppe von Forschern beschrieb die Locomotion als einfache Muskelarbeit. Von diesen ist H. Simroth mit seinen zahlreichen Arbeiten (1878, 1879, 1880, 1882, 1910, 1914) vorwegzunehmen, da er die Theorie der extensilen Muskelfaser vertritt. Wie ich schon bei Besprechung der morphologischen Arbeiten über den Schneckenfuß sagte, leitet Simroth alle Muskelfasern des Fußes bei *Helix pomatia* mit Ausnahme der untersten, über der Sohle verlaufenden Längsmuskelschicht vom Retractorsystem ab. Dieses Retractorsystem ist willkürlich und kontraktil und dient besonders zum Zurückziehen des Tieres in die Schale, die Locomotion wird nach seiner Meinung allein von jenen über der Sohle verlaufenden, automatisch arbeitenden und extensilen Längsfasern besorgt. Die Pedalganglien haben nur insoweit auf die Bewegung Einfluß, als sie Beginn, Ende und Grad der Schnelligkeit der Locomotion bestimmen. Die Hauptrolle bei der Fortbewegung spielt einerseits die Verlängerung der Sohle durch locomotorische Wellen, erzeugt durch Extension der Längsfasern, und andrerseits die Verkürzung, das heißt das Nachziehen der hinteren Partien durch den Retractor. Der Fuß muß sich oralwärts ausdehnen, also dürfen die einzig in Betracht kommenden Längsfasern nicht kontraktil sein, sondern müssen die Dehnung des Fußes durch eigene Verlängerung hervorrufen, die Fasern müssen extensil sein. Den extensilen Charakter verleiht ihnen eine im flüssigen Inhalt der Muskelfaser entstehende Gerinnung des Myosins, indem eine feste Scheibe entsteht, die sich hinten beständig löst, vorne um die gleiche Myosingerinnung wächst und so wie ein Pfropfen den gesamten Muskelinhalt nach vorne schiebt.

Die Epithelzellen, an denen die einzelnen Muskelfasern inserieren, erleiden dadurch gleichfalls eine oralwärts gerichtete Bewegung — »eine theoretische Konstruktion, die auf die Analyse der beteiligten Gewebe verzichtet«. Denn nach meinen morphologischen Befunden liegen über dem Sohlenepithel Transversalmuskeln, die Längsmuskelfasern aber erstrecken sich, erst über den Transversalfasern verlaufend, bald durch die ganze Länge des Tieres und können daher schon nicht den einzelnen Epithelzellen der mittleren Sohlenpartie diesen oralwärts gerichteten Stoß erteilen. Sodann wird man bei der der Sohle beraubten und trotzdem noch kriechenden *Fissurella neglecta* sich wohl schwerlich vorstellen können, daß die Gerinnung eines flüssigen Muskelinhalts bei Fehlen der Epithelzellen und bei angeschnittenen Muskelfasern noch diesen Zweck erfüllen könnte.

Weitere Anhänger als sich selbst scheint Simroth für seine problematische Theorie der extensilen Muskelfaser nicht gefunden zu haben. Unter den Beweisen für die Theorie führte er 1882 besonders die Konvexität und den festen Aggregatzustand der Wellen an. Dieselbe Eigenschaft, daß nämlich die Locomotionswellen bei *Limax cinereoniger* deutlich wegen ihres festen Aufbaues konvex sind und Schatten werfen, benutzt Biedermann (1905), um das Gegenteil zu zeigen, daß nämlich die Fasern nicht extensil, sondern wie jede normale Muskelfaser kontraktil sein müssen, denn eine Myosingerinnung würde eine Volumverminderung hervorrufen, d. h. die Fasern nähmen an Querschnitt und an Länge ab.

So nehmen alle übrigen Autoren normale kontraktile Fasern an. Von denjenigen, die die Fortbewegung nur auf Muskelarbeit zurückführen, sind zu nennen: Künkel (1903), Uexküll (1909), Robert (1908), Parker (1911), Carlson (1905) und Vlès und Dubois (1907). Bald wurde nur Kontraktion der Längsmuskeln, bald aber dazukommend noch Kontraktion von Dorsoventral- und Transversalmuskelfasern angenommen.

Zur nächsten Gruppe möchte ich diejenigen Forscher rechnen, die Blutdruck und Muskelarbeit zur Locomotion zu Hilfe nehmen. Hierher gehören Biedermann (1905), Jordan (1901), Carlson (1905) und Robert (1907). Neben dem vorwärts treibenden und die Sohle verlängernden Blutdruck werden bald wieder die Längsmuskeln, bald dazu noch Dorsoventral- und Transversalmuskelfasern angeführt.

Eine besondere Stellung nimmt Uexküll (1909) ein, indem er eventuell vorhandene Parapodien ähnlich denen der Würmer berücksichtigt. Er glaubt, ihr Vorhandensein aus der Annahme schließen zu können, daß sich *Helix pomatia* besser von vorne nach hinten als von hinten nach vorne über eine Unterlage ziehen lasse. Dahingehende Versuche und Mikrotomschnitte zeigten mir die Hinfälligkeit dieser Annahme.

Zieht man den Blutdruck zur Locomotion zu Hilfe, so fragt es sich, ob der Blutdruck der Schwellung des Fußes der gleiche wäre, wie der der Locomotion. Carlson (1905) meint, daß der Blutdruck der Locomotion und der der Schwellung nur an Intensität verschieden seien, es sei stets derselbe Druck der dorsalen und lateralen Körperwände auf das in der Körperhöhle befindliche Blut; bei der Locomotion bestehe also gesteigerte einfache Schwellung. Anders steht Jordan (1905), nach ihm geht bei Fußschwellung der Druck von den Wänden der Körperhöhle aus, während die Locomotion durch Blutdruck der muskulösen Blutlacunen besorgt wird; so muß bei der Locomotion zur Kontraktion der Längsmuskeln noch der das Tier nach vorne verlängernde Blutdruck der Lacunen hinzukommen.

Die Gründe, die nach meiner Ansicht gegen den zur Locomotion notwendigen Blutdruck bei *Helix pomatia* sprechen, habe ich im vorigen Abschnitt über Locomotion angeführt.

Vorliegende Arbeit wurde im Juli 1914 abgeschlossen; da ich infolge der ungewöhnlichen Zeitumstände zu einer Veröffentlichung nicht schreiten konnte, sei es mir erlaubt, hier noch eine Besprechung der im Laufe des vergangenen Jahres erschienenen Arbeit von Kimakowicz-Winnicki (1914) einzuschieben. Leider erwähnt der Autor dieser neuesten Arbeit nichts von der so reichhaltigen neueren Literatur, und so kommt es, daß er ziemlich eigene Wege gewandelt und zu eigenartigen Resultaten gelangt ist. Mit ihm können wir eine neue Ansicht über die Locomotion der Gastropoden anführen, da er außer Blutdruck noch Luftdruck annimmt.

Die Versuche, daß einmal Fremdkörper an freigehaltener Schneckensohle caudalwärts weitergeschoben werden und daß ferner eine *Pom. pomatia* eine 35 g schwere und mit 250 g belastete Glasscheibe von einem Glasgefäß abheben kann, zeigen nach seiner Meinung, »daß die locomotorische Funktion nicht, wie allgemein angenommen wird, darin besteht, daß die Sohle nach vorn gedehnt werde, es wird vielmehr durch die Funktion die Kriechfläche nach hinten gestoßen und auf diese Weise der Schneckenkörper nach vorn geschoben.«

Weiter sagt Kimakowicz-Winnicki: »Nach zahlreichen Experimenten, Untersuchungen und Beobachtungen, nach unzähligen Quer- und Fehlgängen gelangte ich schließlich zur Überzeugung, daß die sogenannten locomotorischen Wellen mit irgendwelcher Muskelfunktion in keinerlei direktem Zusammenhang stehen, daß sie also keinesfalls durch Muskeltätigkeit zustande kommen können.« Als Beweis führt er *Pom. pomatia* an, die nur Wellenspiel beim Aufwärtskriechen, nicht aber beim Abwärtskriechen an einer senkrecht stehenden Glasscheibe zeigen soll. Da auch er die »stehenden Wellen« nicht durch Simroths Myosingerinnung sich erklären kann, nimmt er an, »daß die Wellen als Reflexe aufzufassen seien, die durch das die Sohle durchströmende Blut entstünden. . . . Die zahlreichen Stöße, die durch das Einströmen des Blutes in die Hohlräume entstünden, würden unbedingt ausreichen, die Kriechfläche nach hinten, bzw. den Körper nach vorn zu stoßen. Es würde sich somit nur darum handeln, eine Kraft zu finden, die geeignet wäre, die Blutströmung in entsprechender Weise zu regeln.« Diese regulierende Kraft glaubt der Autor nun bei folgenden Beobachtungen gefunden zu haben: Landschnecken haben bei Ruhe das Atemloch meist geschlossen oder nur halb geöffnet; »kurz vor Beginn der Locomotion hingegen wird es weit geöffnet, dann wieder geschlossen, und diese Tätigkeit währt an, solange die Locomotion fortdauert.« Sodann beobachtet er, daß Landschnecken im Wasser langsamer kriechen als auf dem Lande, und daß Wasserschnecken überhaupt langsamer sind als Landschnecken. »All dies deutet darauf, daß die während des Kriechens in erhöhtem Maße aufgenommene Luft für die Locomotion ein Erfordernis sei und daß höchstwahrscheinlich durch Luftdruck das Blut aus den Lacunen in die Hohlräume der Sohle hineingepreßt wird, sobald die Erschlaffung der Längsmuskelfasern nach ihrer Kontraktion erfolgt.« . . . »Die Beteiligung des Luftdrucks an der Locomotion findet ferner in der großartigen muskulösen Entwicklung der Leibeswand eine wesentliche Stütze, während andrerseits die Entwicklung der Leibeswand infolge des zu leistenden Widerstandes leicht erklärt werden kann, was sonst nicht möglich wäre.«

Von den zur Erforschung des pneumatischen Apparates der Gastropoden durchgeführten Experimenten erwähnt der Autor folgende. Eine kriechende Landschnecke wurde durch einen Fremdkörper gezwungen, ihr Atemloch geschlossen zu lassen; die Locomotion verlangsamte sich und wurde erst wieder normal, als das Atemloch sich öffnen konnte. Ferner wurde einer Landschnecke eine gesättigte Karmin-Wassermischung injiziert; die Karminkörnchen verstopften das Capillarsystem des Fußes, so daß Blutcirkulation unmöglich war. »Mit diesen Experimenten war nachgewiesen, daß die durch Luftdruck zustande kommende Blutschwellung allein die motorische Kraft ist, die die Locomotion veranlaßt, während sich die Muskeltätigkeit nur indirekt daran beteiligt.« Daß bei kleineren Wunden trotzdem noch Locomotion bei Schnecken auftritt, erklärt der Autor damit, daß die starke Muskulatur die Wunde völlig schließt, so daß »im Körpersinus immerhin eine Luftpressung zustande kommen« kann.

Die entschiedenste Konstruktion aber bringt Kimakowicz-Winnicki bei der Beschreibung des Vorgangs dieser Luftpressung: »Der größte Teil der Pallialorgane liegt während des Kriechens unter dem Mantel zusammengedrängt und scheidet septenartig den Körpersinus in zwei Räume. Dies läuft offenbar auf die Konstruktion eines Doppelgebläses hinaus, wie dies in erhöhter Vollkommenheit bei den Gehäuseschnecken erhalten blieb. Hier funktioniert der Intestinalsack als Luftsauger, der Körpersinus als Windsammler und der Nackenkanal, der beide verbindet, als Ventil. Bei den Nacktschnecken bildet der Kopfsinus den Windsammler, ... dem Hinterleibssinus fällt die Rolle eines Luftsaugers zu, während eines der Pallialorgane als Verbindungsventil funktioniert. Durch diese Doppelgebläseeinrichtung wird der Druck auf das die locomotorische Sohle schwellende Blut ein kontinuierlicher, während er im andern Falle in rhythmischer Folge wirken mußte.... Durch das Einpressen der Luft in den Windsammler kommen oft rhythmische Schwellungen bei jungen und anderen Schnecken mit dünnwandigem Integument in der Nähe des Kopfes vor. Diese Erscheinung hat Biedermann (1905) irrtümlich als Verdickungswellen gedeutet.«

Bei der Untersuchung des Pneumostoms glaubt Kimakowicz-Winnicki endlich mit Sicherheit feststellen zu können, daß die auf dem Lande lebenden Gehäuseschnecken auch für den Austritt aus der Schale ihren Preßluftapparat verwenden müssen, während die wasserbewohnenden Gehäuseschnecken über einen genau so gebauten Wasserdruckapparat verfügen. Zum Schluß sei noch erwähnt, daß dem Autor durch seine Doppelgebläseeinrichtung das Mittel gegeben ist, »die Gastropodenasymmetrie einfach und in jeder Richtung befriedigend sowie auch manch andere Erscheinung aufzuklären.«

Die nicht so zahlreich angeführten Versuche von Kimakowicz-Winnicki lassen die von ihm aufgestellte Theorie der Luftpressung wenig wahrscheinlich erscheinen. Zuerst ist es durchaus nichts Neues, daß die Sohle nur oralwärts gedehnt werden kann, wenn sie hinten an irgendeiner Stelle an der Unterlage fixiert ist; dieser Ansicht sind schon die meisten Autoren, die nur Muskelarbeit zur Locomotion annehmen.

Dreht man eine senkrecht stehende Glasscheibe, an der eine unserer Landschnecken, z. B. *Helix pomatia* oder *Arion*, heraufkriecht, so daß das Tier abwärts kriecht, so stockt wohl bei langsamer Drehung der Scheibe das Wellenspiel, wird aber bald in der vorderen Sohlenhälfte wieder aufgenommen, während die

hintere Sohlenhälfte meist nur der sicheren Anheftung dient. Das Stocken tritt ein, weil durch die Änderung des Gleichgewichts der Eingeweidesack oralwärts schießt und das Tier kopfüber herabzureißen droht. Dieser Zug des Eingeweidesacks ist so stark, daß er an mit wenig Wasser benetzten Glasscheiben das Tier zum Gleiten bringt: eine Ortsveränderung, die natürlich ein Wellensystem unnötig macht. Eine regelrechte Locomotion hingegen tritt nur beim Auftreten des Wellenspiels ein.

Das durch Verstopfung des Capillarsystems des Fußes mit Karminpartikelchen hervorgerufene Aufhören der Locomotion ist noch kein Beweis, daß das Blut direkt zur Locomotion verwandt wird. Durch die Verstopfung ist eine völlige Schwellung des Fußes ausgeschlossen, die Schwellung bewirkt aber die Adhäsion der Sohle an der Unterlage, und diese ist wieder, wie wir früher sahen, Grundbedingung für die Locomotion; kann also der Fuß die Schwellung nicht mehr regulieren, so ist auch eine allein auf Muskelarbeit beruhende Locomotion ausgeschlossen.

Was ferner die Aufnahme von Luft bei der Locomotion betrifft, so habe ich das regelmäßige, periodische Öffnen und Schließen des Atemloches bei *Helix pomatia* und *Arion* vergebens gesucht. Sollte eine solch auffallende Erscheinung, wenn sie bestände, nicht auch schon früher den vielen, aufmerksam beobachtenden Forschern aufgefallen sein müssen? Auch konnten die von mir beobachteten Schnecken, wenn sie wegen fremder Reize ihr Atemloch geschlossen hielten, sehr lange ohne erneute Luftaufnahme kriechen. Wenn schließlich die Locomotion eingestellt wird, so geschieht das wohl aus demselben Grunde, wie Menschen vom Gehen und Bergsteigen bald ablassen, sobald ihnen längere Zeit Nase und Mund verschlossen werden und ihnen »die Luft ausgeht«.

Daß ferner kleine Wunden, z. B. am Schwanz, infolge des dichten und stark muskulösen Aufbaus des Fußes auf Luftdruck beruhender Locomotion nicht im Wege stehen, gebe ich zu; aber die der Sohle beraubte und dennoch kriechende *Fissurella neglecta* läßt meiner Ansicht nach weder Blut- noch Luftdruck zu.

Aber auf welchem Wege gelangt die Luft von der Lungenhöhle in den Luftsauger oder Intestinalsack? Seine eigenen Injektionsversuche der Lungenhöhle durch das Atemloch mit Methylenblau zeigten dem Autor, daß direkte Verbindungen zwischen beiden nicht bestehen. Und eine allein auf Diffusion durch den Lungenboden, das stark muskulöse Diaphragma, beruhende, schnelle Aufnahme derartig großer Luftmengen ist doch wohl sehr unwahrscheinlich, zumal auch auf demselben Wege bei Wasserschnecken nach Ansicht des Autors Wasser eindringen soll. Nach der Theorie müssen fortwährend neue Luft- oder Wassermengen aufgenommen werden, was sich an dem steten Öffnen und Schließen des Atemloches zeigen soll; wo aber die alten Luft- oder Wassermengen bleiben und wie trotz seiner Doppelgebläseeinrichtung eine gleichmäßige Locomotion zustande kommt, verrät uns der Autor nicht. Auch wird man sich sehr schwer vorstellen können, wie bei Wasserschnecken das aufgenommene Wasser das Blut treiben kann, ohne eine Verdünnung des Blutes zu bewirken.

Sodann findet die muskulöse Leibeswand bei Carlson (1905) und Jordan (1905) eine bessere Erklärung, als sie Kimakowicz-Winnicki allein geben zu können meint.

Endlich ist es interessant, daß Kimakowicz-Winnicki die bei der Locomotion auftretenden, von vielen Forschern als zweites Wellensystem beschriebe-

nen und häufig durch Blutdruck erklärten Transversalwellen (unsere Konturveränderungen) auch durch seine Luftpressungstheorie erklärt.

Nicht alle im Molluskenreiche auftretende Locomotionswellen verlaufen in der Kriechrichtung von hinten nach vorne. Vlès teilt die bisher gefundenen Wellen ein in »ondes directes« — Wellen laufen oralwärts — und »ondes retrogrades« — Wellen laufen caudalwärts. — In jeder der beiden Gruppen macht er drei Unterabteilungen: 1. »type monotaxique« — auf der ganzen Sohle ist nur ein Wellensystem —, 2. »type ditaxique« — die Sohle ist funktionell eingeteilt durch eine Medianlinie in zwei seitliche Hälften, deren jede ein besonderes Wellenspiel zeigt —, und 3. »type tetrataxique« — jede der beiden vorigen Sohlenhälften zeigt wiederum zwei verschiedene, die ganze Sohle demnach vier verschiedene Wellensysteme. Vlès rechnet *Helix*, *Arion* und *Limax* zum »type monotaxique« der Gruppe der »ondes directes«. Außer diesen »ondes directes« sind aber von einigen Autoren auch bei *Helix* noch besondere, von den normalen Locomotionswellen zu trennende »ondes retrogrades« gesehen und beschrieben worden. So beobachteten Robert (1908) bei *Helix* und Simroth (1910) bei *Helix* und *Limax* an freigehaltener und mit Zigarrendampf gereizter Sohle die bekannten oralwärts gerichteten Locomotionswellen und außerdem noch ein caudalwärts gerichtetes zweites Wellensystem. Nach Simroth dient letzteres dazu, das Blut und die Haemolymphe vor sich hertreibend, zur Ernährung der Fußgewebe; sie werden bei höherer Herztätigkeit von Muskeln verschiedener Richtung hervorgerufen, es sind also Blutwellen. Simroth stellt 1910 folgende Hypothese auf, daß ein Durchschneiden des Prosobranchenfußes in mehr als zwei Teile Stücke ergibt, von denen das eine locomotorische Wellen zeigt, während ein benachbartes nur zum Transport des Blutes dient und Pulsationswellen zeigt.

In seiner Arbeit von 1901 beschreibt H. Jordan bei *Aplysia*, die nach Angaben von Vlès (1907) ebenfalls »ondes directes« hat, von vorne nach hinten verlaufende Wellen, in denen » die Berge durch gedehnte, die Täler durch kontrahierte Partien gebildet werden, und die erst durch zweckmäßiges Haften zur Locomotion verwandt werden können«.

Bei *Helix hortensis* Müll. fand Robert 1908, daß das Tier nicht mit der ganzen Sohle die Unterlage berührte. Es wurden nur einige oralwärts verlaufende Wellen zur Anheftung benutzt, während die übrige Sohle frei nach Art der Spannraupen funktionierte. Die Stützpunkte selbst lösten sich vorne allmählich, legten sich caudalwärts weiter an die Unterlage und riefen so ein den normalen Locomotionswellen entgegen gerichtetes Wellensystem hervor, das sich über das normale legte. Daß diese »ondes inverses«, wie er sie nannte, Pulsationswellen (Simroth, 1910) wären, nimmt Robert nicht an, was sie aber sind, sagt er nicht. Der Autor sah sie selten, beobachtete sie aber stets, wenn der Kopf gegen das Pneumostoma gedreht wurde und durch Wellenspiel ein Kotband ergriffen und entfernt wurde. Sowohl er als auch Carlson (1905) bezeichnen diese spannende Fortbewegung als »Galopp der *Helix*«. Während aber Carlson (1905) diesen Helixgalopp für eine lebhaft beschleunigte, sonst aber normale Locomotion hält, glauben Jordan (1901), Robert (1908), Simroth (1910) und Parker (1911) ein besonderes Wellensystem vor sich zu haben.

Auch Biedermann beschrieb 1905 an jugendlichen Gehäuseschnecken (*Helix hortensis*) zwei Wellensysteme. Er beobachtete bei der Locomotion schon

(onturveränderungen und sagt: »Ganz wie bei einem kriechenden Regenwurm streckt sich zunächst unter bedeutender Verschmälerung der unmittelbar hinter dem Kopf gelegene Teil des Fußes nach vorne, worauf nach kurzer Zeit dieselbe Partie sich verdickt, während unterdessen die »Verdünnungswelle« sich nach hinten fortpflanzt, gefolgt von einer in gleicher Richtung peristaltisch fortschreitenden »Verdickungswelle«. Inzwischen laufen ganz ungestört, aber in entgegengesetzter Richtung, die bekannten dunklen Wellen über die Sohlenfläche. Daß wie bei einem Wurm die Verdünnung und Streckung durch eine peristaltisch (rechtläufig) von vorn nach hinten fortschreitende Kontraktion von Quermuskeln (Ringmuskeln), die darauffolgende Verdickung aber ebenso durch Verkürzung von Längsmuskeln bewirkt wird, lehrt die unmittelbare Anschauung.« Biedermann sieht also in den Konturveränderungen das Prinzip einer wurmförmigen Bewegung, nimmt aber noch zwei verschiedene Wellensysteme an, einmal die normalen oralwärts verlaufenden und durch Kontraktion der Längsmuskeln entstandenen Locomotionswellen, sodann die entgegengesetzt von vorn nach hinten fortschreitenden Kontraktionen der Längs- und Quermuskeln.

Anders steht Vlès (1908); er beschreibt die Locomotion bei *Haliotis*, bestehend aus longitudinalen Kontraktionen und gleichzeitigen transversalen Verbreiterungen als Locomotionswellen und transversalen Kontraktionen mit Verjüngung des Sohlenteils als Wellenzwischenräume. Seine Verdickungs- und Verdünnungswellen sind also eng mit den Locomotionswellen verbunden und laufen oralwärts.

Nach meinen Befunden muß ich mich den Ansichten von Vlès (1908) über Locomotion anschließen (s. auch S. 570ff.). Das scheinbar caudalwärts verlaufende Wellensystem tritt nur auf, wenn die normalen Locomotionswellen nach vorne eilen, sie sind schwer und daher selten zu sehen. Bei genauer Beobachtung zeigt sich, daß jede durch Kontraktion der Längsmuskeln hervorgerufene Locomotionswelle als Verbreiterung und Verdickung der Sohle oralwärts läuft, und daß jeder dieser »Verdickungswellen« eine »Verdünnungswelle«, hervorgerufen durch Erschlaffen der Längsmuskeln und Kontraktion der Transversalmuskeln, folgt. Diese Verdickungswellen laufen also nicht, wie Biedermann, Simroth und andere Autoren annehmen, caudalwärts, sondern oralwärts, sie rufen aber Konturveränderungen hervor, die scheinbar nach hinten gerichtete Transversalwellen zeigen.

Gerade die Bemerkung Roberts, daß er dieses neue Wellensystem selten gesehen hätte, daß es aber regelmäßig aufgetreten sei, wenn ein Kotband an der Sohle hinunter befördert werden mußte, bestärkt mich in der Annahme, daß auch diese von Robert gesehenen Wellen normale Locomotionswellen waren. Das Kotband gleitet, wie ich auf S. 571 schon zeigte, nur caudalwärts, wenn Locomotionswellen auftreten, es gleitet mit derselben Schnelligkeit vorwärts, mit der das Tier kriechen würde, wenn es auf einer Unterlage adhärierte. Ist der anhaftende Fremdkörper ziemlich klein, so sieht man sogar, daß er nur dann bewegt wird, wenn gerade eine Locomotionswelle über ihn hinwegstreicht. Er macht also dieselben rhythmisch pulsierenden Bewegungen, die kleine Sohlenteilchen beim Kriechen auf einer Unterlage machen, seine Bewegung kann demnach nur von oralwärts verlaufenden Locomotionswellen hervorgerufen sein. Die Schnecke kriecht also, wie ich schon oben erwähnte, über das Kotband hinweg, da aber in diesem Falle der Fuß still steht, muß das die Unterlage darstellende Kotband eine nach hinten gerichtete Bewegung ausführen.

Was den von Carlson (1905) und Robert (1908) beschriebenen »Helixgalopp« betrifft, so bedauere ich, ihn trotz vieler angewandter Mühe nicht habe beobachten zu können. Wohl sieht man zuweilen ein Ablösen der vorderen Sohlenhälfte von der Unterlage und ein Anheften auf einer anderen Unterlage, auch werden dabei größere Brücken zwischen diesen beiden Unterlagen gespannt, aber eine regelmäßige spannende Fortbewegung zeigte sich nie. Inwieweit diese scheinbar sehr seltene Locomotion mit den normalen Locomotionswellen und den scheinbar caudalwärts verlaufenden transversalen Konturveränderungen zusammenhängt, kann ich nicht sagen, doch sind theoretisch die beiden Faktoren wohl zu vereinigen, ohne ein neues Wellenspiel annehmen zu müssen; auch Carlson (1905) hält den »Helixgalopp« für eine lebhaft gesteigerte, sonst aber normale Locomotion.

Einer Nebenerscheinung der Locomotion muß ich noch Erwähnung tun. 1909 beschreibt Jousseaume dumpfe Geräusche, die von kriechenden Schnecken hervorgerufen wurden. Er ist geneigt, sie vielleicht als Vorspiel der Copulation annehmen zu können; welche Organe diese Töne hervorriefen, konnte Jousseaume nicht angeben. Aufschluß hierüber gibt auch hier wieder Vlès (1909). Die Geräusche, die er als »bruits de grincement« bezeichnet, hängen mit der Bewegung der Schale zusammen, die sich infolge des Ein- und Ausatmens der Lungenhöhle beim Kriechen periodisch vorwärts bewegt und sich der Unterlage nähert. Wenn nun bei einer auf horizontaler Glasscheibe kriechenden *Helix pomatia* die Schale die Unterlage berührt, entstehen Geräusche, die den Tönen analog sind, welche man mit einem mit Kolophonium bestrichenen Finger auf einer Glasscheibe reibend hervorrufen kann. Dieses Vibrieren einer geringen Anzahl hoher Töne entsteht daher auch nur, wenn die Schale an der berührenden Stelle mit etwas Staub und Schleim bedeckt ist. Die Töne waren auf 7—8 m Entfernung gut hörbar.

Haben wir bei Besprechung der Locomotion der Gastropoden die Würmer, speziell die Planarien zum Vergleich herangezogen, so sei es mir erlaubt, hier auf die Locomotion eines Tieres noch hinzuweisen, das weder zu den Mollusken noch zu den Vermes gehört. Es ist *Microdon* (Meigen), ein Dipter, dessen Larve früher stets für ein Mollusk gehalten wurde. Andries (1912) sagt von der Locomotion der Larve folgendes: »Nur das mittlere, ventrale Feld, die eigentliche Kriechfläche, gleitet über die Unterlage, während die Randpartie diese kaum berührt. Die Bewegung der Kriechfläche verläuft wellenförmig von hinten nach vorn und zwar so, daß im letzten Segment beginnend und nach vorn kontinuierlich fortschreitend, immer eine Strecke sich kontrahiert und von der Unterlage abgehoben wird. Erst wenn die Welle vorn angekommen ist, erfolgt ein kleiner Ruck vorwärts. Fast zu gleicher Zeit, ein wenig früher, hat am Hinterende die Wellenbewegung wieder begonnen. Bei der Rückwärtsbewegung geht die Welle in entgegengesetzter Richtung. . . . Außerdem sieht man von Zeit zu Zeit eine Flüssigkeitswelle aus der Mundöffnung treten und sich über die ganze Bauchfläche ergießen. . . . Diese klebrige Flüssigkeit . . . dient wohl dazu, einerseits die Kriechfläche feucht zu halten, damit sie nicht eintrocknet, andrerseits sie durch seine Klebrigkeit an der Unterlage festzuhalten.« Es überrascht die auffallende Ähnlichkeit zwischen diesen in der Systematik so entfernt voneinander stehenden Tieren: Auch *Microdon* hat also eine Sohleneinteilung in locomotorisches Mittelfeld und Seitenfelder, es laufen Wellen in der Kriechrichtung, die hier wie bei

einigen marinen Mollusken auch caudalwärts gerichtet sein kann; die Wellen sind, wie sie auch bei manchen Mollusken sich vorfinden, konkav. Ähnliche Funktion, wie bei den Heliciden die Fußdrüse hat, besitzen bei *Microdon* die Speicheldrüsen, die hier gleichfalls zum Haften des Tieres an der Unterlage einen klebrigen Schleim absondern. Andries nimmt für die Locomotion bei *Microdon* kontraktile Längs- und Dorsoventralmuskeln zu Hilfe, auf dieselben Muskelsysteme wird auch bei Mollusken mit konkaven Locomotionswellen, z. B. bei *Rhipidoglossus* von Robert (1908), die Fortbewegung zurückgeführt.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Reg.-Rat Professor Dr. E. Korschelt, auf dessen Anregung die Arbeit entstand, für sein gütiges Interesse und seine jederzeit bereite Unterstützung meinen herzlichen Dank auszusprechen. Auch danke ich Herrn Privatdozenten Dr. W. Harms für seine mir gütigst erteilten, wertvollen Ratschläge.

Marburg i. H., im August 1914.

Literaturverzeichnis.

1. Amaudrut, Al.: Structure et mécanisme du bulbe chez les Mollusques. Comptes Rend. Acad. sc. Bd. 124, 1897.
2. Amaudrut, Al.: Sur les allongements de la partie antérieure du corps des Prosobranches et leur influence sur la région correspondante du tube digestif. Ibid. Bd. 126, 1898.
3. Amaudrut, Al.: La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques Gastéropodes. Annales des Sc. natur. zool. Paris. 8. Serie. Bd. 7, 1898.
4. Andries, M.: Zur Systematik, Biologie und Entwicklung von Microdon Meigen. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 103, 1912.
5. Babor, J. F.: Über die wahre Bedeutung des sogen. Semperschen Organes bei den Stylomatophoren. Sitzungsber. d. Böhm. Ges. d. Wiss. Math.-Nat. Klasse. 1895.
6. Beck, K.: Anatomie deutscher Buliminusarten. Jenaer Ztschr. für Naturw. Bd. 48, 1912.
7. Bergh, R.: Report on the Nudibranchiata. Challenger Reports Bd. 10, 1884.
8. Beutler, B.: Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific (Schauinsland 1896 bis 97). Anatomie von Paryphanta Hochstetteri. Zool. Jahrbücher Bd. 14, 1901.
9. Biedermann, W.: Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen. 1. Die locomotorischen Wellen der Schneckensohle. Pflügers Archiv ges. Phys. Bd. 107, 1905.
10. Biedermann, W.: — 2. Die Innervation der Schneckensohle. Ibid. Bd. 111, 1906.
11. Bishop, H.: Notes on the Gastropod Foot and Branchial Cavity. Annal. Mag. Nat. Hist. London. Bd. 5, 1910.

12. Breslau, E.: Die Strudelwürmer. Leiptig 1913.
13. Bronn, H. G.: Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 3. Band Molluska. (Neubearbeitet von H. Simroth). Leipzig 1896—1911.
14. Car, L.: Über den Mechanismus der Locomotion der Pulmonaten. Biol. Zentralbl. Bd. 17, 1897.
15. Carlson, A. J.: The physiology of locomotion in Gastropods. Biol. Bull. of Mar. Biol. Labor. Woods Holl. Bd. 8, 1905.
16. Cuvier: Mémoire sur la Limace et le Limaçon. Paris 1817.
17. Fleischmann, A.: Über die Bewegung des Fußes der Lamellibranchiaten. Zool. Anz. Bd. 8, 1885.
18. Fleure, H. J.: Zur Anatomie und Phylogenie von Haliotis tuberculata. Jenaer Ztschr. f. Naturw. Bd. 39, 1904.
19. Fol, H.: Etudes sur le developpement des Mollusques. Archives de Zool. expérim. Bd. 8, 1879/80.
20. Geddes: On the mecanisme of the Odontophore in certain Mollusca. Trans. zool. soc. London 1879.
21. Griesbach, H.: Zur Frage: Wasseraufnahme bei den Mollusken. Zool. Anz. Bd. 8, 1885.
22. Hanitsch, R.: Contribution to the anatomy and histologie of Limax agrestis. Proc. Biol. Soc. Liverpool. Bd. 2, 1888.
23. Huxley: On the morphologie of the Cephalous Mollusca. Phil. Trans. 1853.
24. Jhering, H. v.: Über die Entwicklungsgeschichte von Helix. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Pulmonaten. Jenaer Ztschr. f. Naturw. Bd. 9, 1875.
25. Jordan, H.: Die Physiologie der Locomotion bei Aplysia limacina. Ztschr. f. Biol. Bd. 41. (Neue Folge 23.) 1901.
26. Jordan, H.: The physiologie of locomotion in Gastropods. A reply to A. J. Carlson. Biol. Bull. Woods Holl. Bd. 9, 1905.
27. Jousseaume: Bruit de clappement produit par des Limaces. Différents modes de locomotion chez les Mollusques Pulmonés. Bull. Soc. zool. France. Bd. 34, 1909.
28. Joyeux-Laffuie, J.: Organisation et developpement de l'Oncidie. Arch. Zool. expérim. Bd. 10.
29. Kalide, G.: Beitrag zur Kenntnis der Muskulatur der Heteropoden und Pteropoden, zugleich ein Beitrag zur Morphologie des Molluskenfußes. Ztschr. f. w. Zool. Bd. 46, 1889.
30. Kimakowicz-Winnicki, M. v.: Clausilium. Eine morphologisch-physiologische Studie. Zool. Jahrbücher, Abteilg. Systematik. Bd. 37, 1914.
31. Korschelt, E. u. Heider, K.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Jena 1902—1910.
32. Künkel, K.: Zur Locomotion unserer Nacktschnecken. Zool. Anz. Bd. 26, 1903.
33. Lacaze-Duthiers, H. de: Histoire de la Testacelle. Arch. de Zool. expérim. Bd. 5, 1887.
34. Lang, A.: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Jena 1900.

35. Leydig, F.: Die Hautdecke und Schale der Gastropoden, zugleich eine Übersicht der einheimischen Limacinen. Arch. f. Naturgeschichte. 42. Jahrgang, Bd. 1, 1876.
36. Loisel, G.: Sur l'appareil musculaire de la radula chez les Helix. Journ. Anat. Physiol. Paris 1892.
37. Loisel, G.: Les cartilages linguaux et le tissu cartilagineux chez les Gastéropodes. C. R. Soc. Biol. Paris (9). Bd. 5, 1893, p. 193—196.
38. Loisel, G.: Les pièces de soutien de la radula chez les Cephalopodes et le tissu cartilagineux des Mollusques. Ibid. p. 244—246.
39. Loisel, G.: Les cartilages linguaux des Mollusques (structures et développement histologénique). Journ. Anat. Physiol. Paris. Bd. 29, 1893.
40. Meisenheimer, J.: Die Weinbergschnecke. Leipzig 1912.
41. Nalepa, A.: Die Interzellularräume des Epithels und ihre physiologische Bedeutung bei den Pulmonaten. Sitzgs.-Ber. K. Ak. Wiss. Wien. Bd. 88, I. Abt., 1883.
42. Paravicini, G.: Richerche anatomiche et histologiche sul bulbo faringo dell' Helix pomatia. Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino. Bd. 11, 1896.
43. Parker, G. H.: The mecanisme of locomotion in gastropods. Journ. of Morph. Philadelphia. Bd. 22, 1911.
44. Plate, L. H.: Studien über opistopneumone Lungenschnecken. 1. Die Anatomie der Gattung Daudebardia und Testacella. Zool. Jahrbücher. Bd. 4, 1891.
45. Plate, L. H.: 2. Die Oncidiiden. Ibid. Bd. 7, 1894.
46. Robert, A.: Remarques sur la progression des Rhipidoglosses. Bull. Soc. zool. France. Bd. 32, 1907.
47. Robert, A.: Seconde note sur la progression des Gastéropodes. Ibid. Bd. 33, 1908.
48. Rössler, R.: Über die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. Ztschr. f. w. Zool. Bd. 41, 1885.
49. Rücker, A.: Über die Bildung der Radula bei Helix pomatia. 22. Ber. d. Oberhess. Ges. f. Nat. u. Heilk. Gießen 1889.
50. Schaffer, J.: Über den feineren Bau des sogen. Zungenknorpels der Gastropoden. Verhandlungen der Zool.-Botan. Ges. Wien. Bd. 56, 1906.
51. Schiemenz, P.: Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden. Zool. Station zu Neapel. Bd. 5, 3. und 4. Heft, 1884.
52. Schmidt, G.: Zirkulation und Mantelhöhle der Weinbergschnecke. Ztschr. f. w. Zool. 1915. (1916.)
53. Schneider, K. C.: Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.
54. Semper, C.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Ztschr. f. w. Zool. Bd. 8, 1857.
55. Semper, C.: Zum feineren Bau der Molluskenzunge. Ztschr. f. w. Zool. Bd. 9, 1858.
56. Simroth, H.: Die Tätigkeit der willkürlichen Muskulatur der Landschnecken. Ibid. Bd. 30, Suppl., 1878.
57. Simroth, H.: Die Bewegung der Landschnecken, hauptsächlich erörtert an der Sohle von Limax cinereoniger Wolf. Ibid. Bd. 32, 1879.

58. Simroth, H.: Über die Bewegung der Weichtiere. Ztschr. f. d. ges. Naturwiss. Bd. 53, 1880.
59. Simroth, H.: Über die Bewegung und das Bewegungsorgan von Cyclostoma elegans und der einheimischen Schnecken überhaupt. Ztschr. f. w. Zool. Bd. 36, 1882.
60. Simroth, H.: Einige Bemerkungen über die Neurobranchier, insbesondere Pomatias tesselatus. Zool. Anz. 8. Jahrgang 1885.
61. Simroth, H.: Über einige Vaginula-Arten. Zool. Jahrbücher (System.) Bd. 5, 1891.
62. Simroth, H.: Quelques remarques sur la locomotion des Gastéropodes. Bull. Soc. zool. France. Bd. 35, 1910.
63. Simroth, H.: Untersuchungen an marinen Gastropoden. Pigment, Locomotion, Phylogenetisches. Arch. für Entwicklungs-Mechanik. Bd. 39, 1914.
64. Sochaczewer: Das Riechorgan der Pulmonaten. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 35, 1880.
65. Troschel, F. H.: Über die Mundteile einiger Heliciden. Arch. für Naturgesch. Bd. 15 (I), 1849.
66. Uexküll: Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin 1909.
67. Vlès, Fr.: Remarques divers sur la reptation des Gastéropodes. Bull. Soc. zool. France. Bd. 31, 1906.
68. Vlès, Fr. et Dubois, R.: Locomotion des Gastéropodes. C. R. Acad. Sc. Paris. Bd. 144, 1907.
69. Vlès, Fr.: Sur les ondes pédieuses des Mollusques reptateurs. C. R. Acad. Sc. Paris. Bd. 145, 1907.
70. Vlès, Fr. et Dubois, R.: Sur la reptation des Fissurelles. Bull. Soc. zool. France. Bd. 32, 1907.
71. Vlès, Fr.: Remarques divers sur la reptation des Gastéropodes. Ibid. Bd. 33, 1908.
72. Vlès, Fr.: Sur les bruits émis par les Helix pendant leur progression. Ibid. Bd. 34, 1909.
73. Vlès, Fr.: Observation sur la locomotion d'Otina otis. Remarques sur la progression des Gastéropodes. Ibid. Bd. 38, 1913.
74. Winterstein, H.: Handbuch der vergleichenden Physiologie. Jena 1912 bis 1914.
75. Yung et Garnault: Recherches anatomiques et histologiques sur le Cyclostoma elegans. Act. Soc. Cinn. Bordeaux. 1887.
76. Yung, E.: Anatomie et malformations du grand tentacule de l'Escargot. Revue Suisse de Zool. et Ann. Mus. Genève. Bd. 19, 1911.

Erklärung der Abkürzungen.

a., Ansatzstelle des M. flexor am Knorpel (Fig. 12);
A.H., Atemhöhle;
a.l., äußere Lippen;
a.b., Arteria pharyngis;
a.p., Arteria pedalis;
b., Muskelbündel zwischen den beiden Armen des M. iug. posterior (Fig. 4);

bi., bindegewebige Hülle, die die Radulapapille umhüllt (Fig. 4);
bin., Bindegewebe in der Pharynxdecke;
c., Cuticula;
c_1, c_2 und c_3, Locomotionswellen im Schema der Schneckensohle (Fig. 42);
col., Columella;
Diaphr., Diaphragma = Boden der Lungenhöhle;
E, Epithel;
e_1 und e_2, Wellenzwischenräume im Schema der Schneckensohle (Fig. 42);
e.M., elastische Membran;
E.s., Eingeweidesack (in Fig. 22—24: Stelle, wo er abgeschnitten ist);
F.d. = *F.dr.*, Fußdrüse;
fl., M. flexor;
g.a., Geschlechtsatrium;
g.b., Ganglion buccale;
g.c., Ganglion cerebrale;
gr.F., große Epithelfalte des Pharynx;
i.l., innere Lippen;
iug.ant., M. iugalis anterior;
iug.post., M. iugalis posterior;
K., Knorpel;
Ki., Kiefer;
K.l., Kieferleiste;
kl.F., kleine Epithelfalte des Pharynx;
K.n., Knorpelnaht;
L., Leiste des Eingeweidesacks;
lac., Blutlacunen (Fußvenenstämme);
lev.lab.ext., M. levator labii externi;
lev.phar., M. levator pharyngis;
l.M., locomotorisches Mittelfeld;
M., Mantel;
m., Mund;
m.a., Musculus anterior;
m.c., M. circulares;
m.d.tr., M. diagonales transversales;
m.dv., M. dorsoventrales;
m.h., M. horizontalis;
m.l., M. longitudinales;
m.ö., Mundöffnung;
m.o.a., M. obliqui anteriores;
m.o.p., M. obliqui posteriores;
M.r., Mantelrand;
m.r., Muskelring (Fig. 32);
m.tang., M. tangentiales;
m.tr., M. transversales;
m.tr.ph., M. transversales pharyngis;
od., Odontoblasten;
oe., Oesophagus;
pa., Papille der Radula;
p.a., M. protractores anteriores;
pa.i., M. papillaris inferior;
pa.s., M. papillaris superior;
p.dr.l., M. protractor dorsalis lateralis;
phar., Pharynx;
p.l., M. protractores laterales;
p.vn.i., M. protractores ventrales inferiores;
p.vn.s., M. protractor ventralis superior;
P.z., Papillenzapfen;
r., Radula;
retr.a., M. retractor anterior;
retr.c., Knorpelretractor;
retr.ext., M. retractor externus;
retr.i., M. retractor internus;
retr.p., M. retractor posterior;
retr.ped., M. retractor pedis;
retr.penis, M. retractor penis;
retr.phar., M. retractor pharyngis;
retr.t.mai., M. retractor tentaculi maioris;
retr.t.min., M. retractor tentaculi minoris;
Rgm., Ringmuskelschicht;
S., Seitenfeld;
S.o., Sempersche Organe;
sp., Ausführungsgang der Speicheldrüse;
tent.mai., Tentaculum maius;
tent.min., Tentaculum minus;
t.i., M. tensores inferiores;
t.l., M. tensores laterales;
t.l.i., M. tensores laterales inferiores;
t.l.s., M. tensores laterales superiores;
t.s.m., M. tensor superior medius;
×, 2 sich kreuzende Muskelbändchen des M. retractor anterior (Fig. 21).

Lebenslauf.

Walther Trappmann, ev. Konfession, preußischer Staatsangehöriger, wurde am 4. März 1889 als Sohn des Rektors der Volksschule Friedrich Trappmann zu Langendreer (Kreis Bochum) geboren.

Seine Ausbildung genoß er am städt. Realgymnasium zu Witten a. d. Ruhr, das er Ostern 1910 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Er studierte auf den Universitäten Marburg (S.-S. 1910 bis S.-S. 1912), München (W.-S. 1912/13) und Marburg (S.-S. 1913 bis S.-S. 1914) Naturwissenschaften. Das Examen rigorosum bestand er am 24. Februar 1915.

Seit November 1914 hat er die Stelle eines Assistenten am Botanischen Institut der Universität zu Marburg a. L.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.